Tome 71, nº 18. — Mai 1964

Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel
Directeur: Professeur Jean G. Baer

Etude écologique et statistique de la faune terrestre d'une caverne du Jura Suisse au cours d'une année d'observation[1]

par

Jean-Pierre JÉQUIER

Avec 12 figures, 5 planches et 2 plans hors texte

TABLE DES MATIÈRES

[1] Travail ayant obtenu le Prix Louis Perrier de l'Université.

« Il vaut mieux allumer une petite lanterne que de maudire les ténèbres .»

(Proverbe chinois)

INTRODUCTION

La faune des cavernes, ou faune cavernicole, fait l'objet d'un nombre croissant de publications parallèlement au développement de la spéléologie. Toutefois, la plupart des auteurs ne s'attachent, faute de temps ou d'intérêt, qu'à des problèmes d'ordre systématique ou à de simples énumérations d'espèces. Notre intention dans ce travail est d'étudier la faune d'une grotte non seulement au point de vue qualitatif, ou statique, mais aussi d'en définir l'aspect dynamique éventuel au cours d'une période d'observation assez longue.

Le cadre dans lequel nos recherches se sont déroulées, a été choisi avant tout pour sa tranquillité. Difficile d'accès et peu connue, la *Grotte du Chapeau de Napoléon* est en effet l'une des rares grandes cavités du Val-de-Travers qui soit très peu visitée par les spéléologues. Certes, ce ne fut pas une sinécure pour nous de parcourir chaque semaine ses galeries boueuses à souhait, et dont nous ressortions chaque fois sales des pieds à la tête !

Il convient de remercier ici M. J.-G. Baer, notre professeur, qui nous a constamment encouragé tout en nous laissant la plus grande liberté quant au choix des méthodes et à l'orientation des recherches. Que MM. les docteurs V. Aellen et Cl. Besuchet, conservateurs au Muséum d'Histoire naturelle de Genève, soient aussi assurés de notre plus vive reconnaissance; leur aide empressée et toujours si cordiale nous fut très précieuse. Nous remercions également M. R. Gigon, bibliothécaire de la Société suisse de Spéléologie, qui a facilité nos recherches bibliographiques, de même que nos collègues de la section de Spéléologie du Val-de-Travers pour leur dévouement spontané lors de l'aménagement de la galerie d'accès. Merci enfin à MM. A. Adam et Cl. Binggeli, auxquels nous devons les photographies d'animaux cavernicoles accompagnant ce travail.

ORGANISATION DES RECHERCHES

Afin que nos piégeages et nos observations en général soient valables au point de vue statistique, il fallait les effectuer du début à la fin des recherches dans des conditions rigoureusement identiques. Nous nous sommes donc fixés une fois pour toutes un mode de faire, en étant cependant d'emblée conscients du fait que notre choix n'était probablement pas le meilleur. L'expérience nous a permis par la suite de reconnaître certaines « maladresses initiales » (cf. p. 355) qui compliquent singulièrement l'interprétation des résultats. C'est la part du tâtonnement dans toute recherche à ses débuts !

a) *Capture des animaux cavernicoles.*

Pièges et appâts: Pour des raisons d'ordre pratique (relevé rapide des pièges, nettoyage de ceux-ci, etc.) nous avons utilisé des pièges du type le plus simple, à savoir des récipients en matière plastique (« gobelets à yoghurt », diamètre: 70 mm, profondeur: 70 mm) enfoncés dans le sol jusqu'à ras bord, et au fond desquels sont déposés des appâts divers. Ces pièges étaient au nombre de 31, dont 30 répartis en 10 séries (série n° 1 à 10) de 3 pièges chacune, et un isolé (dit piège de contrôle, n° 0) près de l'entrée de la grotte dans la partie supérieure de la galerie d'accès (pour la topographie

de la grotte, cf. Chapitre I, p. 320). Les séries 1 à 8 furent disposées dans la galerie B, qui est facile à parcourir et particulièrement favorable au genre d'étude envisagée. La série 9 était, elle, placée dans le haut de la première salle, à l'entrée d'un petit boyau latéral communiquant indirectement avec la galerie d'accès, tandis que la série 10 se trouvait dans la galerie descendante peu avant la deuxième salle (cf. Plan II).

Durant mai et juin 1961, quelques piégeages de contrôle ont également été effectués dans la partie profonde du réseau (2e et 3e salle). Leurs résultats, trop partiels, ne seront pas rapportés dans ce travail.

Les 3 pièges de chaque série étaient disposés à environ 50 cm les uns des autres. Ils différaient entre eux par l'appât qu'ils contenaient, constitué ou d'un quartier de pomme, ou d'un petit bout de viande fraîche, ou encore d'un morceau de fromage. Le renouvellement des appâts se déroulait de la façon suivante: viande: tous les 15 jours; pomme et fromage: toutes les 4 semaines. A chaque renouvellement les pièges étaient, s'il y avait lieu, nettoyés au moyen d'un chiffon sec.

Le numéro d'ordre complet d'un piège est composé du numéro de la série à laquelle il appartient, suivi du numéro du piège à l'intérieur de cette série, chiffre rappelant la nature de l'appât utilisé soit: 1 = pomme, 2 = viande et 3 = fromage. Le numéro *91* signifie ainsi: *série 9 piège 1* (où l'appât est constitué de pomme). Le piège isolé (nº *0*) de la galerie d'accès pour lequel nous avons toujours utilisé de la viande, sera désigné par le numéro *02*, etc.

Relevé des pièges: Ils furent régulièrement hebdomadaires au cours d'une année entière. L'opération consistant à recueillir les animaux tombés dans les pièges a été considérablement facilitée par l'emploi d'un « aspirateur » ad-hoc confectionné par nos soins (cf. fig. 1). Les proies aspirées au moyen de cet appareil tombent directement dans les tubes en verre à demi remplis d'alcool à 80 degrés, destinés à leur transport en laboratoire. A chaque piège correspond un tube, reconnaissable au numéro d'ordre complet porté par le bouchon de liège.

Seuls les animaux se trouvant à l'intérieur des pièges ont été recueillis systématiquement. Ceux, parfois nombreux, observés à proximité, n'ont fait l'objet de captures que lorsqu'il s'agissait de formes rares. Ces captures exceptionnelles sont alors affectées du

numéro de la série de piège la plus proche (= numéro de la zone ou région), suivi du chiffre 4. — *04* est employé par exemple pour les animaux récoltés à proximité du piège 02, dans la galerie d'accès.

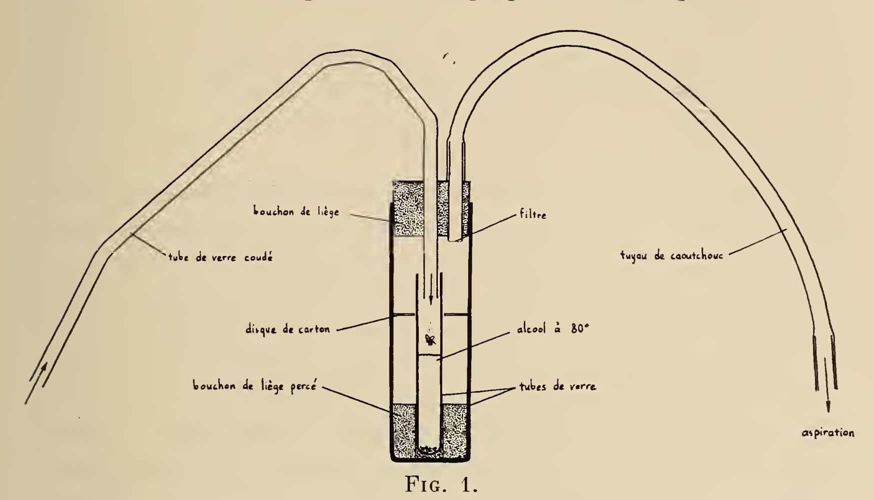


Fig. 1.
Aspirateur à insectes, coupe longitudinale.

Notons encore ici que l'utilisation d'un « aspirateur » pour le relevé des pièges du type décrit plus haut, est absolument indispensable. La récolte doit en effet s'effectuer très rapidement, certaines espèces (Collemboles, Diptères) parvenant à s'enfuir des pièges et le faisant à la moindre alerte. Un simple déplacement d'air causé par le passage rapide de la main à 30 cm au-dessus du piège, suffit ainsi à semer l'émoi parmi les Collemboles qui s'y trouvent et à en provoquer la dispersion rapide.

b) *Triage, comptage, détermination spécifique et conservation des animaux cavernicoles.*

En laboratoire, le matériel recueilli au cours des visites hebdomadaires subit un tri permettant de séparer les différentes espèces. Les espèces fréquentes sont, après comptage, réunies dans des tubes communs (un tube par espèce et par visite) portant uniquement le numéro de la visite. Les formes rares sont conservées séparément, dans des tubes munis du numéro d'ordre complet du piège dont elles proviennent précédé du numéro de l'expédition. Cette numérotation permet de situer immédiatement le lieu exact et le moment d'une capture exceptionnelle. Dans un cahier préparé à

cet effet, sont consignés les résultats des différents comptages effectués au cours du tri.

La détermination spécifique des divers animaux capturés nous a été rendue possible par M. V. Aellen. Il a bien voulu, en effet, se charger de faire parvenir aux spécialistes respectifs un ou plusieurs exemplaires de chaque espèce récoltée. Sans son aide dévouée et désintéressée, nous n'aurions jamais pu présenter une liste aussi complète de la faune de la grotte.

Le matériel définitivement identifié est conservé dans de l'alcool à 80 degrés, et accompagné de la numérotation originale. Etant très abondant, il nous a permis de constituer deux collections types comprenant les espèces dont nous disposons de plusieurs exemplaires. L'une accompagne le présent travail et est destinée à l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel (Prof. J.-G. Baer), l'autre sera donnée au Musée d'Histoire naturelle de la Chaux-de-Fonds selon un vœu de M. W. Matthey. Le reste, c'est-à-dire la plus grande partie du matériel, a été remise au CERB (Centre d'Etudes et de Recherches Biospéléologiques — Muséum d'Histoire naturelle de Genève).

c) *Recherches accessoires.*

Quelques recherches sortant du cadre fixé à notre travail, ont été entreprises sur le terrain et en laboratoire. Ce sont notamment des prélèvements d'eau en vue d'obtenir des renseignements sur les microorganismes du milieu aquatique, des essais de survie et d'élevage d'espèces troglobies et une étude des restes osseux de Vertébrés recueillis dans la grotte. Nous ne ferons plus loin, qu'en mentionner très brièvement les résultats essentiels.

Par contre, la description de la morphologie larvaire jusqu'ici inconnue d'un Coléoptère troglobie, justifie à elle seule un chapitre spécial (Chap. IV).

Enfin, il était tout à fait indispensable d'accorder quelque attention au milieu dans lequel nos recherches se sont déroulées, ne serait-ce que pour les situer aussi exactement que possible. Le chapitre I est ainsi entièrement consacré à l'étude et à la description détaillée de la Grotte du Chapeau de Napoléon.

Chapitre premier

LA GROTTE DU CHAPEAU DE NAPOLÉON

a) *Découverte.*

Bien que son entrée ait été probablement connue de plusieurs chasseurs et bûcherons, ce n'est qu'en 1953 que cette importante cavité fut systématiquement explorée et topographiée par une dizaine de membres de la Société suisse de Spéléologie (section Val-de-Travers). Ceux-ci devaient alors constater, au vu d'une inscription et de traces de pas sur l'argile, qu'un explorateur solitaire les y avait précédés au cours des années 1870-1880. Cependant, il semble que ce premier visiteur ait eu grande hâte de revoir la lumière du jour, car sa reconnaissance s'est limitée à la partie supérieure de la grotte, soit à la première salle et à 10 mètres environ de la galerie B où se trouvaient l'inscription et les ultimes traces de pas. C'est par conséquent une grotte en grande partie vierge que les spéléologues parcoururent en 1953, fait remarquable si l'on songe que son entrée se trouve, à vol d'oiseau, à moins d'un demi-kilomètre du village de Fleurier.

Nous n'avons trouvé dans la littérature aucune mention certaine de cette grotte antérieure à celles de Burger (1959) et Audétat (1962). De façon très vague, Quartier-La-Tente (1895) signale l'existence d'une caverne « dont l'entrée est difficile et dangereuse, au pied du grand rocher (?), au-dessus du Pont de l'Areuse ». L'absence de plus amples détails ne nous permet toutefois pas de déterminer s'il s'agit effectivement de la grotte dite, aujourd'hui, du Chapeau de Napoléon.

b) *Situation géographique et géologique.*

L'entrée de la grotte est située sur le territoire communal de Saint-Sulpice/Ne, sur le versant nord de la montagne appelée Chapeau de Napoléon qui se dresse immédiatement à l'ouest de Fleurier. Elle s'ouvre au pied d'une falaise verticale d'une quinzaine de mètres de hauteur, à une altitude d'environ 910 m. Ses coordonnées rectangulaires sont approximativement: *195.150/533.950*

(Carte Nationale de la Suisse, 1: 25.000, Feuille 1163 — Travers). On y accède soit par le haut, depuis la petite route qui mène au restaurant du Chapeau de Napoléon en descendant à travers la forêt en direction du Pont de la Roche, soit plus sûrement par le bas, en remontant le grand « châble » situé entre la carrière du Pont de la Roche et la ligne de fortifications.

Du point de vue géologique, la grotte se trouve sur le flanc sud de l'anticlinal Mont des Verrières-Trémalmont-Sommartel, fortement entamé dans cette région par la vaste boutonnière d'érosion régressive de l'Areuse qu'est le Cirque de Saint-Sulpice. Il ne semble pas qu'elle soit en relation directe ou lointaine avec l'important chevauchement Fleurier-Malmont qui se termine à quelque 500 m au sud-est sur le versant opposé du Chapeau de Napoléon (Rickenbach, 1926). L'ensemble du réseau actuellement accessible est creusé dans les calcaires du Jurassique supérieur, en grande partie ou en totalité dans l'assise kimméridgienne.

c) *Topographie.*

Les plans et coupes accompagnant ce travail (cf. Plans I et II) donnent une meilleure idée de la topographie de la grotte, qu'une longue et laborieuse description. Nous nous contenterons donc ici de la décrire à grands traits.

Dans sa partie supérieure, le réseau comprend une galerie fortement descendante, entrecoupée de ressauts sub-verticaux (Plan I), qui débouche à 40 m de l'entrée environ dans une salle déclive de vastes dimensions (1re salle). Cette galerie dite galerie d'accès, communique avec l'extérieur par un boyau (boyau d'entrée) très resserré et de moins d'un quart de m^2 de section dans sa partie la plus étroite. Sur la gauche de la première salle en entrant, s'ouvre une importante galerie (couloir B, Plan I), légèrement montante, sinueuse et jalonnée de nombreuses cheminées. Du côté opposé, au bas de la 1re salle, la grotte se poursuit en une large galerie descendante encombrée d'un chaos de gros blocs, jusqu'au haut d'une deuxième salle en forme de puits. De cet endroit, deux galeries distinctes, l'une supérieure, l'autre inférieure (respectivement 1er et 2e passages) permettent d'accéder dans une grande diaclase terminale ou 3e salle. A l'extrémité nord-ouest de celle-ci, un « trou souffleur » impénétrable à l'homme indique une continuation probablement importante du réseau dans cette direction.

Entre l'entrée et le point le plus bas de la grotte, la dénivellation est de 82 m environ, tandis que les longueurs additionnées des principales galeries atteignent au total 264 m.

Le domaine terrestre (nous entendons par là les surfaces jamais recouvertes d'eau) est de loin le plus important dans la Grotte du Chapeau de Napoléon (cf. Plan II). Quant au domaine aquatique, il comprend plusieurs flaques persistantes ou temporaires situées généralement au pied des cheminées, et un ruisselet qui prend source « per ascendum » au fond de la galerie B et alimenté par ailleurs par les gouttières des cheminées. En amont de la cheminée C4, l'eau du ruisseau s'infiltre sous un important cône d'éboulis pour réapparaître à l'air libre quelques mètres plus bas. Lors des périodes particulièrement humides, l'écoulement de l'eau à travers l'éboulis n'est pas suffisant et la partie terminale de la galerie B est partiellement inondée. De la 2e à la 3e salle, l'eau emprunte également une voie en partie inaccessible à l'homme. Elle est enfin entièrement absorbée dans la diaclase terminale par une perte en relation avec le « trou souffleur ».

d) *Remplissage.*

Il est possible de distinguer dans le remplissage de la grotte les 5 types suivants de sédiments:

1) humus;
2) éboulis;
3) argile de décalcification avec éléments calcaires nombreux;
4) argile de décalcification sans éléments grossiers;
5) sable et gravier fluvio-glaciaires.

Le Plan II montre la répartition de ces divers sédiments en surface. Partout où l'argile de décalcification existe, on a en général, de haut en bas, la succession ci-dessous:

argile de décalcification (5-20 cm);
sable fluvio-glaciaire (0 à plus de 150 cm);
gravier fluvio-glaciaire (0 à quelques cm);
radier rocheux plus ou moins fortement érodé.

Ce schéma est aussi valable pour les niches ou les replats des parois, même situés à plusieurs mètres du sol, et dans lesquels on

trouve presque toujours des petites poches de sable et de gravier recouvertes d'argile.

Le cône d'éboulis du couloir B est de formation relativement récente, bien qu'il ne soit plus alimenté actuellement. Il est constitué en majeure partie d'éléments de petites dimensions (1 à 3 cm de diamètre) formés par délitage du plafond très fissuré de la cheminée surplombante. Nous avons recueilli à cet endroit quelques fossiles de la roche encaissante, notamment des Brachiopodes du genre *Terebratula*, ainsi que des fragments de *Trichites*, Lamellibranche caractéristique du Kimméridgien jurassien.

e) *Concrétions.*

La grotte ne recèle que très peu de stalactites ou stalagmites vivantes, c'est-à-dire en voie de croissance. De plus, les rares exemplaires existants ne dépassent jamais quelques centimètres de longueur. Des restes de grosses stalagmites au pied des cheminées C_3 et C_4 indiquent toutefois l'existence dans le passé de conditions plus favorables à ce genre de formations.

Les concrétions molles du type « mond-milch » (= berg-milch, lait de lune ou lait de caverne) sont par contre abondantes surtout dans les cheminées et à leurs abords immédiats (cf. Plan II, Pl. III). Elles s'y présentent sous forme d'une matière onctueuse, gorgée d'eau, de couleur blanche, jaune ou brune, appliquée contre les parois en couches de quelques millimètres à plusieurs centimètres d'épaisseur, ou constituant de véritables draperies.

Le mond-milch contient tous les éléments chimiques du subtrat sur lequel il s'est formé, ainsi que des matières organiques diverses, contrairement donc aux stalactites et stalagmites qui n'en offrent jamais de traces dosables. A l'examen minéralogique, il se révèle être une suspension dans un milieu complexe, essentiellement colloïdal, de minuscules bâtonnets de calcite et d'autres minéraux. On constate en outre au point de vue microbiologique, à côté d'une micro-flore variée, la présence constante d'une ferrobactériale, le *Parabacterium spelei* (cf. Caumartin et Renault, 1958). A la suite de leurs recherches, les auteurs cités sont parvenus à la conclusion que le mond-milch était le résultat d'une corrosion bio-chimique des calcaires du milieu souterrain, et qu'ainsi il différait profondément des concrétions dures (stalactites, stalagmites) dont la génèse est purement physico-chimique.

f) *Mode de formation.*

Le Plan I montre à l'évidence que la cavité s'est formée aux dépens d'un système de fentes présentant deux directions préférentielles approximativement perpendiculaires entre elles. L'une, la direction sud-ouest/nord-est, correspond aux joints de strates du massif, l'autre à des diaclases orientées par conséquent dans le plan sud-est/nord-ouest.

A la phase de corrosion chimique initiale, une fois les fentes originelles suffisamment élargies pour permettre une circulation d'eau filonienne, a succédé une phase de creusement mécanique intense attestée par les dépôts de sable et de galets, et les traces très nettes d'érosion (stries, poli) subsistant en certains endroits du soubassement rocheux, du plafond et des parois. Puis, le régime torrentiel ayant diminué et finalement presque cessé d'exister, les phénomènes de dissolution reprirent le dessus. C'est ainsi qu'aujourd'hui, on se trouve en présence d'un réseau sénile en voie de transformation profonde sous l'effet conjugué de phénomènes physico- et bio-chimiques.

Le fait que les alluvions déposées dans toute la grotte contiennent de très nombreux éléments erratiques (jusqu'à 10% du total à certains endroits !), indique qu'elles sont constituées en grande partie, sinon en totalité, de moraine remaniée. Il est donc certain que le creusement mécanique de la caverne est d'âge post-wurmien, ou au plus wurmien, ce qui nous paraît très peu probable.

La question qui se pose encore est de savoir par quel chemin ce matériel exogène a pénétré dans la grotte. D'après nos constatations, ce serait surtout par une cheminée hypothétique, ou une galerie, située en amont de la galerie B, cavité aujourd'hui comblée de matériaux et inaccessible. Mais, le fort courant d'eau qui a parcouru de haut en bas la galerie d'accès a peut-être lui aussi joué un rôle non négligeable dans ce charriage.

g) *Facteurs variables du milieu souterrain.*

Dans le but de connaître les variations des principaux facteurs définissant le milieu souterrain étudié et de déterminer leurs répercussions éventuelles sur la faune cavernicole, nous avons procédé

à un certain nombre de mesures ou observations. Celles-ci ont porté sur:

— le ruissellement;
— la température de l'eau;
— la température et l'humidité relative de l'air;
— les déplacements d'air;
— les ressources alimentaires.

Le ruissellement, ou suintement, du plafond et des parois est difficile à estimer puisqu'il est constamment diffus. De nos constatations nous retiendrons ceci:

1) Le ruissellement sur les parois et dans les cheminées est permanent dans toute la grotte, sauf dans la partie terminale de la galerie B. Il était ainsi complètement tari dans cette région pendant les 3 premières semaines d'octobre 1961.

2) L'amplitude de ses variations est grande. Le débit total du ruissellement dans la galerie B peut varier de 0,3 l/min. à plus de 70 l/min. (estimation grossière).

3) Ses variations ne sont pas synchrones d'un endroit à l'autre de la grotte. Les cheminées de la galerie B réagissent par exemple plus rapidement à de fortes précipitations externes que la cheminée C_1 de la première salle.

4) Enfin, l'influence de fortes précipitations sur le ruissellement est sensible après un temps de latence de 12 h. environ (galerie B !). L'augmentation de débit est relativement rapide, de même que sa décroissance en cas de pluies de courte durée.

La température de l'eau a été mesurée à plusieurs reprises et en différents endroits, à l'aide d'un thermomètre permettant des lectures d'une précision de $^1/_5$ de °C. Elle est invariablement comprise entre 6,2 et 6,6° C, pour une valeur moyenne de *6,4°* C (73 mesures), que ce soit en période de ruissellement réduit, normal ou fort, après des pluies orageuses ou à la fonte des neiges, dans le ruisseau ou dans les flaques au pied des cheminées. Les valeurs inférieures s'observent dans les flaques et la partie amont du ruisselet, les valeurs supérieures dans la partie aval du ruisseau (3e salle). Au cours de son trajet dans la grotte, l'eau se

réchauffe donc très légèrement au contact de l'air ambiant un peu plus chaud, mais les 30 à 40 m de terrain qu'elle traverse avant d'atteindre la caverne, constituent un tampon thermique parfait.

Durant l'année entière, la température et l'humidité relative de l'air ont fait l'objet de mesures en un point de la grotte (galerie B, point T — cf. Plan II) au moyen d'un thermohygrographe aimablement mis à notre disposition par la Station Fédérale de Météorologie de Zurich. Il ressort de la lecture des bandes d'enregistrement de cet appareil, au demeurant assez peu sensible, que ces deux facteurs n'ont pratiquement pas varié dans la galerie B. La température de l'air y est de *6,6°* C en permanence. Quant au degré hygrométrique de l'air, il est évident qu'il ne peut être dans ces conditions d'équilibre quasi constant (déplacements d'air nuls !) que très voisin du point de saturation; il atteint toujours *98* à *100%*.

Dans les parties plus profondes de la grotte, la température de l'air offre des valeurs un peu moins stables, et parfois légèrement différentes de celles mesurées dans le couloir B:

Localisation des mesures (Cf. Plan II)	Température de l'air en degrés centigrades	
	Extrêmes	Moyenne
Point T_{10}, 23 mesures (mai 1961-mai 1962)	6,4-6,8	6,6
Point T_{12}, 3 mesures (mai-juin 1961) . .	6.4-6.8	6,5
Point T_{12}, 3 mesures (mai-juin 1961) . .	6,4-6,8	6,6
Point T_{13}, 3 mesures (mai-juin 1961) . .	7,0-7,2	7,1

Le boyau d'entrée très resserré, ainsi que la galerie d'accès longue et relativement étroite, sont à l'origine de la très grande stabilité thermique de la grotte. A une dizaine de mètres de l'entrée (point (T_0), l'amplitude des variations de température ne dépasse pas 5° C (min. 6° C, max. 11° C) pour une moyenne annuelle de 7,5° C environ (52 mesures).

Les déplacements d'air sont pour ainsi dire inexistants dans la galerie B, et extrêmement faibles entre l'entrée et la troisième salle. Nous les avons toujours observés s'effectuer de bas en haut, ce qui est confirmé par le trou souffleur. En effet, lorsque celui-ci fonctionne, il n'aspire pas mais refoule de l'air.

En résumé, on voit que la Grotte du Chapeau de Napoléon est caractérisée par un climat remarquablement stable au cours du

temps, et très uniforme d'un endroit à l'autre. Parmi les facteurs météorologiques externes, seules les précipitations se manifestent de façon tangible dans ce milieu souterrain.

Au début de ce paragraphe, nous avons également cité parmi les facteurs variables du milieu souterrain, les ressources alimentaires. Nous suivons en cela l'exemple donné par Ginet (1951) dans son « Etude écologique de la Grotte de la Balme (Isère) ». En effet, les ressources alimentaires sous forme de débris organiques les plus divers, peuvent être présentes en quantité variable dans le temps, suivant leur nature et leur mode de pénétration dans le milieu souterrain. L'apport de matières organiques par les eaux provenant de la surface du sol, augmente ainsi pendans les crues. Dans la Grotte du Chapeau de Napoléon toutefois, l'épaisseur moyenne des terrains traversés (35 m environ) et le type de voies empruntées (fentes, diaclases étroites) constituent un filtre très efficace, qui retient la plupart des particules organiques entraînées par les eaux d'infiltration. Même en période de ruissellement intense, il ne semble pas que cet apport soit augmenté de façon notable, si ce n'est au pied de la cheminée C_1 et dans la galerie d'accès, où l'on peut constater alors l'apparition de quelques débris végétaux reconnaissables à l'œil nu (fragments d'aiguilles de sapin).

D'autres ressources alimentaires sont sujettes à des fluctuations saisonnières plus ou moins nettes. C'est le cas non négligeable des cadavres d'animaux trogloxènes dont le nombre croît en automne (celui des Phryganes notamment), ou au printemps (Opilions, dont toutefois les cadavres n'attirent pas les cavernicoles). Les amas d'excréments de Chauve-souris, en général alimentés irrégulièrement au cours de l'année, n'existent pratiquement pas dans la grotte qui nous occupe. Le guano s'y trouve toujours sous forme de crottes isolées déjà anciennes, sauf à un endroit de le troisième salle (extrémité sud-est) où il est un peu plus abondant. Les rares déjections fraîches n'ont été également observées que dans la salle terminale. Le rôle alimentaire joué par le guano de Chauve-souris apparaît ainsi comme fort restreint actuellement.

Les substances organiques contenues à l'état colloïdal dans le mond-milch (cf. p. 322) constituent à n'en pas douter, le point de départ d'une chaîne alimentaire importante du milieu souterrain dont on n'entrevoit pour le moment que le premier maillon. Quels

sont les facteurs qui affectent la flore bactérienne, les variations qui en découlent et leurs répercussions éventuelles sur la faune supérieure ? L'état actuel de nos connaissances ne permet pas de le préciser.

Il importe de relever enfin, que l'équilibre alimentaire de la grotte a été sinon rompu, du moins très sensiblement modifié au cours de nos recherches par l'apport artificiel, constant et massif de matières organiques normalement étrangères au milieu souterrain. Un matériel ligneux abondant a été introduit pour l'aménagement de la galerie d'accès, permettant ainsi l'établissement d'une flore mycologique variée. A chaque visite et malgré nos précautions, nous entraînions en profondeur divers débris végétaux et de l'humus ordinairement localisés dans le boyau d'entrée. Mais tout ceci n'est rien évidemment, en regard de l'appâtage intensif auquel nous avons procédé dans nos pièges.

Le problème des ressources alimentaires est donc fort complexe dans le milieu souterrain, et il n'est point aisé, ou même impossible actuellement, de répondre aux multiples questions qu'il soulève.

Chapitre II

COMPOSITION DE LA FAUNE

a) *Micro-organismes.*

Nous n'avons procédé qu'à quelques recherches occassionnelles à l'endroit de la microfaune du milieu aquatique souterrain. Trois prélèvements d'eau nous ont néanmoins permis de constater la présence dans les flaques de la galerie B et de la première salle, d'assez nombreux Protozoaires. Les espèces dominantes appartiennent aux deux genres *Amoeba* et *Paramecium*. Mais d'autres formes ont également été entrevues, notamment un grand Flagellé dont la vélocité et la rareté empêchèrent l'identification.

Dans un autre domaine puisqu'il s'agit de la microflore, signalons en passant la découverte fortuite dans le même milieu d'une leucothiobactériale filamenteuse et mobile, du genre *Beggiatoa* (dét. Ch. Terrier, Neuchâtel).

b) *Invertébrés.*

Nous donnons ci-dessous la liste des espèces recueillies, en précisant chaque fois s'il s'agit de formes (cf. Jeannel, 1926, p. 37):

troglobies (espèces spéciales aux cavernes, n'existant pas dans le domaine épigé);

troglophiles (espèces fréquentes dans les grottes, y vivant et s'y reproduisant normalement, mais se retrouvant aussi dans les domaines humides et obscurs du domaine épigé);

trogloxènes (hôtes occasionnels des cavernes, y pénétrant par des voies diverses, mais n'y accomplissant pas tout leur cycle évolutif).

Dans la dernière catégorie nous distinguons, pour autant qu'il soit possible de le faire, les trogloxènes *réguliers* des trogloxènes *irréguliers* ou accidentels. Les premiers se rencontrent relativement souvent dans les grottes, surtout près de l'entrée, tandis que les seconds ne pénètrent dans le milieu souterrain que de façon tout à fait inhabituelle et sporadique.

A cela nous ajouterons l'indication sommaire du lieu (cf. Plans I et II) et de l'abondance des captures (les résultats détaillés des piégeages seront présentés et étudiés au Chapitre III), ainsi que, ici et là, les observations dignes d'intérêt effectuées en laboratoire, sur le terrain, ou fournies par la littérature. Les trouvailles nouvelles pour les grottes de Suisse seront précédées d'un astérisque double (**), celles recueillies jusqu'à maintenant dans moins de trois grottes d'un astérisque simple (*).

Il est nécessaire enfin de souligner que seul un échantillonnage restreint de notre matériel a pu être examiné par des spécialistes. La détermination du reste, numériquement très important pour certaines espèces, a été effectuée par nous-même et par simple comparaison. Il n'est donc pas exclu que quelques espèces difficilement distinguables de celles déjà reconnues nous aient échappées, auquel cas la liste ci-dessous cesserait d'être exhaustive.

Gasteropoda Pulmonata (dét. E. Binder, Genève).

** 1. *Cepaea* sp. juv. — Trogloxène.

Quelques coquilles vides trouvées dans la partie supérieure de la galerie d'accès.

** 2. *Clausilia parvula* Studer — Trogloxène.
Une coquille vide trouvée au haut de la galerie d'accès.

3. *Discus rotundatus* Müller — Troglophile ?
Plusieurs coquilles vides recueillies dans la partie supérieure de la galerie d'accès.

4. *Helicigona lapicida* L. — Trogloxène.
Une coquille vide recueillie dans la partie supérieure de la galerie d'accès.

5. *Oxychilus cellarius* Müller — Troglophile.
Plusieurs coquilles vides récoltées dans le boyau d'entrée et dans la partie supérieure de la galerie d'accès.

** 6. *Vitrea diaphana* Stud., var. *subrimata* Rheinh. — Trogloxène.
Plusieurs coquilles vides trouvées dans la partie supérieure de la galerie d'accès.

Amphipoda (dét. M. Straskraba, Prague).

7. *Niphargus longicaudatus rhenorhodanensis* Schell. — Troglobie (cf. Pl. IV).
Fréquent dans les grottes de Suisse, et particulièrement répandu dans le Jura méridional. L'aire de répartition de cette sous-espèce se superposerait à la Méditerrannée Néogène d'où elle doit tirer son origine; les glaciations quaternaires n'ont pas agit sur elle (Ginet 1953).
Sa présence toujours peu abondante a été constatée au cours de l'année entière dans toutes les flaques à fond argileux. Quelques individus furent maintenus vivants en captivité pendant 5 semaines, sur argile et dans de l'eau non oxygénée à la température ambiante (18-22° C). Aussi bien dans la grotte qu'en laboratoire, nous avons pu observer les terriers creusés par cet Amphipode (Ginet, 1955, 1960).

Diplopoda (N° *8* et *9*: dét. O. Schubart, Pirassununga, Brésil; n° *10*: dét. J. M. Demange, Paris).

* 8. *Glomeris (Stenopleuromeris) helvetica* Verhoeff — Trogloxène irrégulier.

Espèce sténotherme fréquentant les endroits frais, répandue en Suisse mais jusqu'ici signalée dans deux grottes seulement (Communication écrite de O. Schubart).

Un seul exemplaire mâle capturé dans le boyau d'entrée.

9. *Polydesmus (Polydesmus) helveticus herveticus* Verhoeff — Troglophile.

Trois exemplaires capturés dans la partie supérieure de la galerie d'accès, dont deux dans le piège 02.

** 10. *Hypsoiulus alpivagus* Verhoeff — Trogloxène irrégulier.

Un unique individu recueilli dans le piège 02 du haut de la galerie d'accès.

Pseudoscorpionidea (dét. M. Vachon, Paris).

** 11. *Neobisium simile* Koch — Troglophile (cf. Pl. IV).

La révision des *Neobisium* de notre région (professeur M. Vachon) n'étant pas terminée, il n'est pas possible de préciser à quelle sous-espèce appartiennent les quatre individus capturés dans la Grotte du Chapeau de Napoléon.

Trois exemplaires proviennent de la galerie B, et un quatrième de la 1re salle.

Opiliones (dét. E. Dresco, Paris).

12. *Liobunum limbatum* Koch — Trogloxène irrégulier.

Quelques individus seulement ont été observés dans la galerie d'accès.

13. *Nelima aurantiaca* Sim. — Trogloxène régulier.

Cette espèce est de tous les trogloxènes rencontrés, de loin la plus fréquente, et elle envahit progressivement toute la grotte dès le début de la mauvaise saison. Dans la galerie d'accès, au plafond de certaines niches latérales c'est par centaines ou milliers d'individus qu'on peut la compter après les premiers gels d'automne.

Les Opilions passent l'hiver étroitement appliqués au rocher, dans un état de jeûne permanent semble-t-il et d'immobilité absolue s'ils ne sont pas dérangés. La présence pendant quelques instants d'une lampe à carbure

à 1 ou 2 m au-dessous d'eux, suffit à les faire tomber sur le sol de la grotte.

Au printemps les Opilions sortent de leur engourdissement et convergent en masse vers la sortie. C'est à cette époque seulement que quelques-uns d'entre eux sont attirés par les appâts des pièges (cf. chapitre suivant).

Le gros de la migration, que ce soit de l'extérieur vers l'intérieur de la grotte ou vice versa, ne dure pas plus de une à deux semaines.

D'assez nombreux débris (pattes) d'Opilions jonchent le sol de la caverne en certains endroits. Il s'agit probablement de restes d'individus morts en cours d'hibernation. Nous avons observé que les cadavres d'Opilions n'attirent aucune espèce fréquentant la grotte. Les Collemboles semblent même subir une répulsion très nette à leur égard.

Durant la belle saison enfin, les Opilions se cantonnent exclusivement dans le boyau d'entrée. Ils y sont d'ailleurs toujours peu nombreux.

ARANEINA (dét. J. Denis, Aumale).

14. *Meta menardi* Latreille — Trogloxène régulier.
    C'est la seule Araignée qui soit régulièrement présente dans le boyau d'entrée durant toute la belle saison.

15. *Micrargus herbigradus* Blackw. — Trogloxène irrégulier.
    Un seul individu, mâle, recueilli dans la galerie B au pied de la cheminée C_4.

** 16. *Porrhomma microphthalmum* Cambridge — Trogloxène irrégulier.
    Egalement un seul individu, mâle, trouvé vivant à la surface d'une flaque d'eau de la partie aval du couloir B.

ACARI (N° 17 et 19: dét. J. Cooremann, Bruxelles; n° 18: dét. H. Coiffait, Toulouse).

17. *Eugamasus magnus magnus* Kramer — Troglophile (COOREMANN 1954).
    Assez fréquent. Les deux tiers des individus capturés proviennent de la galerie B.

18. Oribatidé.
Débris d'un seul individu (dont l'espèce n'est pas identifiable) trouvés dans la partie inférieure de la galerie B.

* 19. *Rhagidia mordax grandis* Willmann — Troglobie.
Relativement peu connu en Suisse.
Rare, capturé exclusivement à proximité de la première salle (dans la partie inférieure du couloir B et dans le boyau latéral).

DIPLURA (dét. B. Condé, Nancy).

20. *Plusiocampa sollaudi* Denis — Troglobie (cf. Pl. IV).
Rencontré dans de nombreuses grottes du Jura.
Fréquent dans toute la grotte, surtout dans la partie terminale de la galerie B et au voisinage de la 1re salle. Presque totalement absent de la galerie d'accès. Deux individus ont survécu en laboratoire pendant sept mois en compagnie de Coléoptères troglobies (cf. plus loin).

THYSANURA (dét. J. Bitsch, Dijon).

* 21. *Dilta* sp. — Trogloxène irrégulier.
Trois individus femelles (indéterminables spécifiquement) récoltés dans le boyau d'entrée.

COLLEMBOLA (dét. H. Gisin, Genève).

22. *Arrhopalites pygmaeus* Wank. — Troglobie, rencontré dans les grottes d'Europe centrale (GISIN 1960 a et b).
Abondant, mais surtout dans la partie inférieure du réseau étudié.

23. *Onychiurus handschini handschini* Denis — Troglobie connu des grottes du Jura suisse et français (GISIN 1960a et b).
Beaucoup moins fréquent que l'espèce précédente. Les captures ont été effectuées en majorité dans la moitié amont de la galerie B.

24. *Pseudosinella vandeli vandeli* Denis — Troglobie endémique des grottes du Jura suisse et français (Gisin 1960a et b).
Espèce de loin la plus abondante dans la Grotte du Chapeau de Napoléon. Les piégeages les plus fructueux sont localisés, comme pour *A. pygmaeus*, dans la partie inférieure du couloir B, dans la première salle et en aval de celle-ci.
Trois individus ont été maintenus vivants en laboratoire pendant plus de neuf mois dans le même milieu que les *Royerella* (cf. plus loin).

25. *Tomocerus flavescens* Tullb. — Trogloxène accidentel. Espèce fréquentant les forêts d'Europe (Gisin 1960a et b).
Un seul individu capturé dans la galerie d'accès.

Dermaptera (dét. de l'auteur).

** 26. *Forficula auricularia* L. — Trogloxène accidentel.
Un unique exemplaire, mâle, recueilli dans un piège de la galerie B. La présence de ce Forficule, espèce lucicole et hygrophile surtout abondante dans les régions de cultures, est assez surprenante. Peut-être l'avons-nous introduit nous-mêmes sans le savoir dans la grotte, caché dans quelque poche ou repli de vêtement humide.

Coleoptera (N° 27, 28, 30, 32: dét. H. Coiffait, Toulouse; n° 29 et 31: dét. O. Scherpeltz, Vienne).

27. *Abax ater* Villa — Trogloxène irrégulier.
Plusieurs larves recueillies dans la galerie d'accès, au bas de celle-ci et dans la partie inférieure du couloir B.

* 28. *Catops picipes* F. — Troglophile.
Assez fréquent, notamment dans la galerie d'accès. Totalement absent dans les parties moyenne et terminale de la galerie B.

29. *Omalium validum* Kraatz — Trogloxène irrégulier.
Un seul individu de cette espèce capturé au haut de la galerie d'accès.

** 30. *Pterostichus honnorati* Dej. — Trogloxène accidentel.
Un seul représentant, provenant également du haut de la galerie d'accès.

31. *Quedius mesomelinus* Marsch. — Troglophile, guanobie.
Deux individus adultes et une larve. Les deux premiers recueillis dans la partie supérieure de la galerie d'accès, la larve dans le bas du couloir B.

32. *Royerella villardi sermeti* Jeann. — Troglobie signalé dans de nombreuses grottes du Jura français et du Jura suisse (Jeannel 1955) (Pl. IV).
Fréquent. Le fond de la galerie B, la 1re salle (boyau latéral) et son prolongement en aval, sont les endroits où nous avons capturé le plus de *Royerella.* Trois larves de cette espèce, proviennent également du boyau latéral de la première salle (cf. description au Chap. IV.).

Nous avons tenté, avec succès, de garder des *Royerella* vivants en laboratoire. Sur 27 individus placés dans un grand cristallisoir, en atmosphère saturée d'humidité, sur un fond constitué de sable et de morceaux d'argile (le sable comme l'argile ont été prélevés dans la grotte) et à une température moyenne de 11° C, 16 vivaient encore après plus de neuf mois de captivité. Leur nourriture consistant en cadavres de Mouches domestiques, à raison d'une mouche toutes les trois semaines environ.

Huit de ces Coléoptères répartis de façon égale dans quatre cristallisoirs différents et privés de nourriture pendant toute leur captivité, ont survécu de la façon suivante:

1) Sur fond de sable non stérilisé:
respectivement 28 et 29 semaines.
2) Sur fond d'argile non stérilisé:
respectivement 11 et 17 semaines.
3) Sur fond de sable stérilisé à l'étuve:
respectivement 16 et 19 semaines.
4) Sur fond d'argile stérilisé à l'étuve:
respectivement 10 et 15 semaines.

Il apparaît donc que le sable, stérilisé ou non, est plus favorable aux *Royerella* que l'argile, ceci pour des raisons qui nous échappent

totalement. La stérilisation du milieu (opération très illusoire d'ailleurs, puisque les Coléoptères ne peuvent être eux-mêmes stérilisés !) raccourcirait plus ou moins nettement la durée de survie. Il est évident que pour pouvoir en tirer des conclusions définitives, ces expériences devraient être reprises sur une plus grande échelle.

Si l'élevage des *Royerella* semble difficile à réaliser en laboratoire, nous avons néanmoins pu assister à plusieurs accouplements de ces Coléoptères au cours du mois de novembre 1961. Le mâle chevauche entièrement la femelle qui est en position normale; il la saisit brusquement en arrière du thorax puis s'y agrippe à l'aide de ses pattes antérieures. La copulation, marquée de mouvements saccadés de la part du mâle, dure 1 à 3 minutes environ selon les cas, la femelle cherchant constamment à se dégager. Aucune ponte n'a été observée, bien que nous ayons isolé six femelles immédiatement après la copulation.

HYMENOPTERA (dét. Cl. Besuchet, Genève).

33. *Amblyteles armatorius* Först. — Trogloxène assez fréquemment rencontré dans les grottes de Suisse.
    Deux exemplaires, l'un trouvé au haut de la galerie d'accès, l'autre dans la partie inférieure du couloir B sur une coulée de mond-milch.

TRICHOPTERA (dét. B. Frochot, Dijon).

34. *Micropterna fissa* Mcl. — Trogloxène.
    Les quelques individus déterminés avec sûreté appartiennent tous à cette espèce, mais il est fort probable que d'autres formes de Phryganes se rencontrent dans la Grotte du Chapeau de Napoléon (cf. Pl. V).

Nous avons constaté la présence constante, mais jamais très abondante, des Trichoptères durant toute la belle saison dans la galerie d'accès, la première salle et les régions inférieures de la galerie B. Les dates d'apparition et de disparition des Phryganes dans la grotte ont coïncidé avec celles du départ, respectivement de l'arrivée des Opilions.

Plusieurs Phryganes meurent au cours de leur séjour souterrain. Leurs cadavres attirent une foule d'insectes divers: des Collem-

boles, des *Royerella* et même des Diptères qui y déposent leurs œufs. Après trois semaines environ, il ne subsiste plus d'un cadavre que ses parties chitineuses.

LEPIDOPTERA (dét. V. Aellen, Genève).

35. *Triphosa dubitata* L. — Trogloxène régulier rencontré dans les grottes de toute l'Europe.
Dans la Grotte du Chapeau de Napoléon, il n'a été trouvé que deux fois seulement, dans le haut de la galerie d'accès.

DIPTERA (dét. L. Matile, Paris).

36. *Culex (culex) pipiens* L. — Trogloxène hivernant, régulier (MATILE 1962).
Très rare, et rencontré exclusivement dans la partie supérieure de la galerie d'accès.

** 37. *Exechia pulchella* Winn. — Trogloxène accidentel non encore signalé dans le domaine hypogé en Suisse.
Recueilli quatre fois dans et aux abords de la première salle.

** 38. *Orthocladius (Chaetocladius)* sp. — Trogloxène irrégulier.
Deux exemplaires récoltés aux mêmes endroits que ceux de l'espèce précédente.

** 39. *Pachyrina* sp. — Trogloxène accidentel, nouveau comme *Orthocladius* pour la faune cavernicole de la Suisse.
Un seul exemplaire trouvé dans la partie moyenne de la galerie B.

40. Phoridés indét. — Troglophiles.
Ils appartiennent à une seule espèce, répandue dans toute la grotte. C'est le Diptère dominant.

41. *Thelida atricornis* Meig. — Troglophile-guanophile assez répandu dans les grottes européennes (MATILE 1962. — cf. Pl. V).
Assez rare, capturé dans les parties inférieure et moyenne de la galerie B, ainsi que dans le passage reliant la première à la deuxième salle.

42. *Trichocera maculipennis* Meig. — Troglophile-guanophile connu dans les grottes de toute l'Europe (Matile 1962).
Rare, recueilli sous forme de larves ou d'adultes dans le couloir B jusqu'à la cheminée C_4, et dans la galerie conduisant à la deuxième salle.

43. *Trichocera regelationis* L. — Trogloxène régulier également très répandu (Matile 1962).
Diptère le plus fréquent après les Phoridae. Rencontré un peu partout dans la grotte, jusqu'au fond du couloir B.

c) *Vertébrés.*

Parmi les Vertébrés, la faune actuelle de la Grotte du Chapeau de Napoléon ne comprend que deux espèces de Chauve-souris. En plus de celles-ci, nous mentionnerons toutefois également les espèces retrouvées à l'état de restes osseux en divers endroits de la caverne. Il s'agit dans ce cas, soit d'animaux tombés accidentellement dans la grotte et incapables d'en ressortir (Renard, Crapauds, etc.), soit d'animaux ayant fréquenté naturellement le milieu souterrain (Chéiroptères, Loirs). Les déterminations d'ossements ont été effectuées par nous-même.

Amphibia.

44. *Bufo* sp. — Restes de deux Crapauds au moins, recueillis dans la galerie d'accès.

Aves.

45. *Anas platyrhynchus* L. (dét. confirmée par S. Schaub, Bâle).
Un coracoïde gauche de Canard sauvage (!) trouvé dans la première salle. On peut se demander dans quelles circonstances ce vestige a abouti dans la grotte.

Mammalia.

46. *Myotis bechsteini* Kuhl — Un crâne entier de cette espèce peu commune recueilli dans le bas de la galerie B.

47. *Myotis daubentoni* Kuhl — Deux crânes presque complets, l'un provenant de la première salle, l'autre de la région inférieure de la galerie B.

48. *Myotis emarginatus* Geoffroy — Un squelette incomplet découvert dans la galerie B, partie aval, semble devoir être attribué au Murin échancré, très rare en Suisse actuellement.

49. *Myotis myotis* Borkhausen — Deux Grand Murins vivants ont été vus les 21 et 28 mai 1961 dans la partie la plus profonde de la grotte, c'est-à-dire à l'extrémité nord-est de la diaclase terminale (3e salle).
En outre, nous avons récolté les vestiges osseux de trois individus de cette espèce en trois points différents de la caverne: à l'extrémité nord-est de la troisième salle, au fond de la deuxième salle et dans la partie moyenne du couloir B.

50. *Rhinolophus hipposideros* Bechstein — Un Petit Fer-à-cheval femelle était accroché dans la troisième salle le 21 mai 1961, à proximité des Grand Murins. Au même endroit, sur le sol, gisait le cadavre déjà très décomposé d'un autre Petit Fer-à-cheval.
Les ossements appartenant à cette espèce sont nombreux et disséminés dans toute la grotte. Ils représentent au moins 17 individus.

51. *Glis glis* L. — Le Loir gris qui n'existe plus actuellement dans le Val-de-Travers, ou du moins qui y est extrêmement rare, a fréquenté assidûment la Grotte du Chapeau de Napoléon dans le passé. En effet, pas moins de 26 squelettes, souvent complets, ont été recueillis. Ils se trouvaient un peu partout dans la grotte, excepté dans la galerie d'accès. Fait intéressant à signaler, la plupart d'entre eux n'étaient pas isolés, mais groupés étroitement par 2, 3, 4, ou même 5 en différents endroits. Il s'agit vraisemblablement d'animaux ayant cherché refuge dans la grotte à l'approche de la mauvaise saison, et morts ensemble pendant leur sommeil hivernal. Ceci nous paraît être en tout cas l'explication la plus plausible, puisque l'on sait que les Loirs se mettent généralement à plusieurs pour passer l'hiver.

52. *Lepus europeus* Pallas — Restes d'un seul individu recueillis dans le boyau d'entrée. Certains os portent des traces de morsures de carnassier, de Renard sans doute.

53. *Microtus* sp. — Un fémur trouvé dans le couloir B. En l'absence de mâchoires, l'espèce de Campagnol à laquelle il appartient ne peut être précisée.

54. *Vulpes vulpes* L. — Le Renard est représenté par un squelette très incomplet, dont les éléments étaient disséminés dans la galerie d'accès et la première salle.

d) *Commentaires et tableau récapitulatif.*

La Grotte du Chapeau de Napoléon possède une faune remarquablement riche, puisque nous y avons recueilli, vivantes ou sous forme de restes, pas moins de 54 espèces différentes. Toutes, à l'exception d'une seule *(Niphargus longicaudatus rhenorhodanensis)* appartiennent au milieu terrestre. La pauvreté du milieu aquatique peut avoir plusieurs causes. Citons parmi les plus probables, l'absence de relations directes avec de grands réseaux phréatiques, et la localisation de la caverne à l'intérieur de l'aire occupée par les glaciers quaternaires.

Si l'on envisage seulement les Invertébrés et les Vertébrés capturés ou observés vivants (cf. tableau I, p. 26), on obtient un total de 39 espèces qui se répartissent de la façon suivante:

troglobies	7 (ou 18%)
troglophiles	8 (ou 21%)
trogloxènes	23 (ou 59%)
indéterminés	1 (ou 2%)

La richesse en espèces est due donc en grande partie à la présence de nombreuses formes trogloxènes. Nul doute par conséquent, que plusieurs grottes de notre pays révéleraient une faune au moins aussi riche qualitativement, si elles faisaient l'objet de visites aussi fréquentes que celles que nous avons effectuées dans la Grotte du Chapeau de Napoléon.

Tableau I.

Liste récapitulative des Invertébrés et Vertébrés capturés ou observés vivants dans la Grotte du Chapeau de Napoléon.

Espèces	Troglobies	Troglophiles	Trogloxènes	Espèces nouvelles pour les grottes de Suisse	Espèces rares dans les grottes de Suisse
7. *Niphargus longicaudatus rhenorhodanensis* Schell.	+				
8. *Glomeris helvetica* Verh.			+		+
9. *Polydesmus h. helveticus* Verh. . .		+			
10. *Hypsoiulus alpivagus* Verh. . . .			+	++	
11. *Neobisium simile* Koch		+		++	
12. *Liobunum limbatum* Koch			+		
13. *Nelima aurantiaca* Sim.			+		
14. *Meta menardi* Latr.			+		
15. *Micrargus herbigradus* Blackw. . .			+		
16. *Porrhomma microphthalmum* Cambr.			+	++	
17. *Eugamasus m. magnus* Kramer .		+			
18. Oribatidé	?	?	?	?	?
19. *Rhagidia mordax grandis* Will. . .	+				+
20. *Plusiocampa sollaudi* Denis . . .	+				
21. *Dilta* sp.			+		+
22. *Arrhopalites pygmaeus* Wankel . .	+				
23. *Onychiurus h. handschini* Denis .	+				
24. *Pseudosinella v. vandeli* Denis . .	+				
25. *Tomocerus flavescens* Tullb. . . .			+		
26. *Forficula auricularia* L.			+	++	
27. *Abax ater* Villa			+		
28. *Catops picipes* F.		+			+
29. *Omalium validum* Kraatz			+		
30. *Pterostichus honnorati* Dej. . . .			+	++	
31. *Quedius mesomelinus* Marsch. . .		+			
32. *Royerella villardi sermeti* Jeann. .	+				
33. *Amblyteles armatorius* Först . . .			+		
34. *Micropterna fissa* Mcl.			+		
35. *Triphosa dubitata* L.			+		
36. *Culex pipiens* L.			+		
37. *Exechia pulchella* Winn.			+	++	
38. *Orthocladius* sp.			+	++	
39. *Pachyrina* sp.			+	++	
40. Phoridés		+			
41. *Thelida atricornis* Meig.		+			
42. *Trichocera maculipennis* Meig. . .		+			
43. *Trichocera regelationis* L.			+		
49. *Myotis myotis* Bork.			+		
50. *Rhinolophus hipposideros* Bech. .			+		
Total: 39 espèces	7	8	23	8	4
%	18	21	59	21	10

Chapitre III

ÉTUDE STATISTIQUE DE LA FAUNE TERRESTRE
(Invertébrés)

A) Résultats des piégeages et des observations

Afin d'en faciliter la lecture, les résultats essentiels de nos piégeages seront présentés sous forme graphique (cf. fig. 2 à 6). Les résultats numériques détaillés rassemblés dans plusieurs tableaux sont tenus par l'auteur à la disposition de tout chercheur qui en ferait la demande. Chaque tableau donne des renseignements précis sur la répartition quantitative, chronologique et topographique de la faune, respectivement des espèces qui la composent, ainsi que sur la spécialisation éventuelle de celles-ci pour un type donné d'appât. L'analyse approfondie de ceux-ci est d'ailleurs exposée au cours des pages suivantes.

B) Interprétation des résultats

a) *Classement quantitatif des espèces récoltées*

Selon l'abondance numérique de leurs représentants, nous avons réparti les espèces en 4 catégories:

Espèces extrêmement abondantes (plus de 1000 individus capturés):
Pseudosinella v. vandeli
Arrhopalites pygmaeus
(Nelima aurantiaca)

Espèces abondantes (plus de 100 individus capturés):
Royerella villardi sermeti
Phoridés
Plusiocampa sollaudi
Onychiurus h. handschini
(Trichoptères)

Espèces peu fréquentes (plus de 10 individus capturés):
(Meta menardi)
Eugamasus m. magnus

Trichocera regelationis
Catops picipes
Thelida atricornis
(Liobunum limbatum)

Espèces rares (10 individus capturés au plus)

Rhagidia mordax grandis
Abax ater
Trichocera maculipennis
Exechia pulchella
Neobisium simile
Culex pipiens
Dilta sp.
Polydesmus h. helveticus
Quedius mesomelinus
Amblyteles armatorius
Orthocladius sp.
Triphosa dubitata
(Myotis myotis)
Micrargus herbigradus
Porrhomma microphthalmum
Forficula auricularia
Glomeris helvetica
Omalium validum
Oribatidé
Pachyrina sp.
Pterostichus honnorati
(Rhinolophus hipposideros)
Hypsoiulus alpivagus
Tomocerus flavescens

Dans chaque catégorie les espèces sont classées par ordre de fréquence décroissante. Entre parenthèses figurent les noms de formes n'ayant pas fait l'objet de captures systématiques.

Comme on pouvait s'y attendre, les deux premières catégories renferment avant tout des troglobies véritables. *Pseudosinella v. vandeli* y est très largement dominante ainsi que nous l'avons relevé plus haut, puisqu'elle totalise à elle seule le 82% des individus capturés au cours de nos recherches. Quant à *Arrhopalites pygmaeus*, il entre pour 9,9% dans l'ensemble des captures, suivi

de loin par *Royerella villardi* (2,9%), *Plusiocampa sollaudi* (1,2%) et *Onychiurus hanschini* (0,9%). Les Phoridés, troglophiles, se trouvent être avec 1,7% un peu plus nombreux que le Diploure *P. sollaudi.* Les Opilions *(Nelima aurantiaca)* et les Trichoptères sont également à compter au sein des hôtes courants de la caverne.

S'opposant nettement aux deux catégories précédentes, le reste de la faune ne représente que 1,4% des captures. Ces formes peu fréquentes ou rares ne comprennent qu'une seule espèce troglobie, l'Acarien *Rhagidia mordax grandis*, et au moins 18 espèces trogloxènes. Parmi celles-ci, les 11 dernières de la liste ci-dessus ne sont représentées chacune que par un unique exemplaire.

b) *Répartition topographique des différentes espèces*

Certaines espèces sont présentes dans toute la grotte; d'autres, au contraire, sont localisées dans des régions plus ou moins vastes. En outre, pour les espèces que l'on rencontre sur de larges espaces, le nombre d'individus capturés peut varier sensiblement d'un endroit à l'autre. L'examen de ces points constitue l'objet des deux paragraphes suivants.

Répartition qualitative dans l'espace :

— *Espèces répandues dans toute la grotte* *
Nelima aurantiaca

— *Espèces répandues dans toute la grotte mais absentes dans le boyau d'entrée :*
Arrhopalites pygmaeus
Phoridés
Plusiocampa sollaudi
Pseudosinella v. vandeli
Royerella villardi sermeti
Trichocera regelationis
Eugamasus m. magnus, quoique absent des zones 1 et 9, doit probablement être aussi rangé dans ce groupe.

— *Espèces localisées dans la galerie d'accès, la 1re salle (zone 9) et ses abords (zones 8 et 10) :*
Abax ater
Amblyteles armatorius

* = dans toute la partie étudiée systématiquement, soit ce qui se trouve en amont de la deuxième salle !

Catops picipes
Quedius mesomelinus
Rhagidia mordax grandis
Triphosa dubitata
Trichoptères

— *Espèces rencontrées dans la galerie d'accès uniquement, ou dans le boyau d'entrée :*

Meta menardi
Culex pipiens
Dilta sp.
Glomeris helvetica
Liobunum limbatum
Omalium validum
Polydesmus helveticus
Pterostichus honnorati
Hypsoiulus alpivagus
Tomocerus flavescens

— *Espèces non rencontrées dans la galerie d'accès ou le boyau d'entrée.*

Micrargus herbigradus
Porrhomma microphthalmum
Exechia pulchella
Forficula auricularia
Neobisium simile
Onychiurus h. hanschini
Oribatidé
Orthocladius sp.
Pachyrina sp.
Thelida atricornis
Trichocera maculipennis

On voit que la galerie d'accès est fréquentée par la plupart des espèces, y compris, fait assez surprenant, par 5 des 6 troglobies terrestres récoltés. La présence de ceux-ci à quelques mètres du milieu épigé, est certainement une conséquence de l'exiguïté de l'entrée, le « climat souterrain » n'étant de cette façon que très peu influencé par les variations météorologiques externes (cf. p. 326). Le seul troglobie qui fasse défaut à cet endroit est *Onychiurus handschini.*

La majorité des espèces non typiquement cavernicoles se rencontre, comme il se doit, dans les régions les moins éloignées de l'entrée. Toutefois, quelques Diptères s'enfoncent assez profondément dans la grotte, certains (Phoridés, *Trichocera regelationis*) atteignant même l'extrémité de la galerie B (zone 1).

Chez les Acariens, le troglophile *Eugamasus m. magnus* a été capturé un peu partout (excepté dans les zones 1 et 9), tandis que le troglobie *Rhagidia mordax grandis* semble être strictement localisé dans les zones 8, 9 et 0 (= galerie d'accès).

Dans le tableau suivant (Tableau II), il est intéressant de noter que le nombre total des espèces trogloxènes et troglophiles rencontrées dans chaque région, ne dépend pas uniquement de la distance séparant les régions considérées de l'entrée. Ainsi, dans la zone 8 nous avons récolté 16 espèces trogloxènes ou troglophiles, alors que la zone 9, située plus près de l'entrée, n'en livrait que 8. La région 7 est également plus pauvre en espèces que les zones 6, 5 et 4 plus profondes. Ces différences sont dues à des facteurs difficiles à préciser, mais parmi lesquels les conditions lithologiques et alimentaires jouent probablement un rôle prépondérant.

Tableau II

Répartition numérique des espèces selon les différentes régions de la grotte

Régions données suivant l'ordre croissant de la distance les séparant de l'entrée	Nombre d'espèces rencontrées		
	Trogloxènes + troglophiles	Troglobies	Total des espèces
Zone 0 = galerie d'accès . . .	19	5	24
Zone 9 = 1re salle et boyau latéral	8	6	14
Zone 8 = partie inférieure de la galerie B	16	6	22
Zone 10 = galerie reliant la 1re à 2e salle	8	5	13
Zone 7 =	5	5	10
Zone 6 =	7	5	12
Zone 5 =	7	5	12
Zone 4 = régions de la galerie B	7	5	12
Zone 3 =	5	5	10
Zone 2 =	4	5	9
Zone 1 =	3	5	8

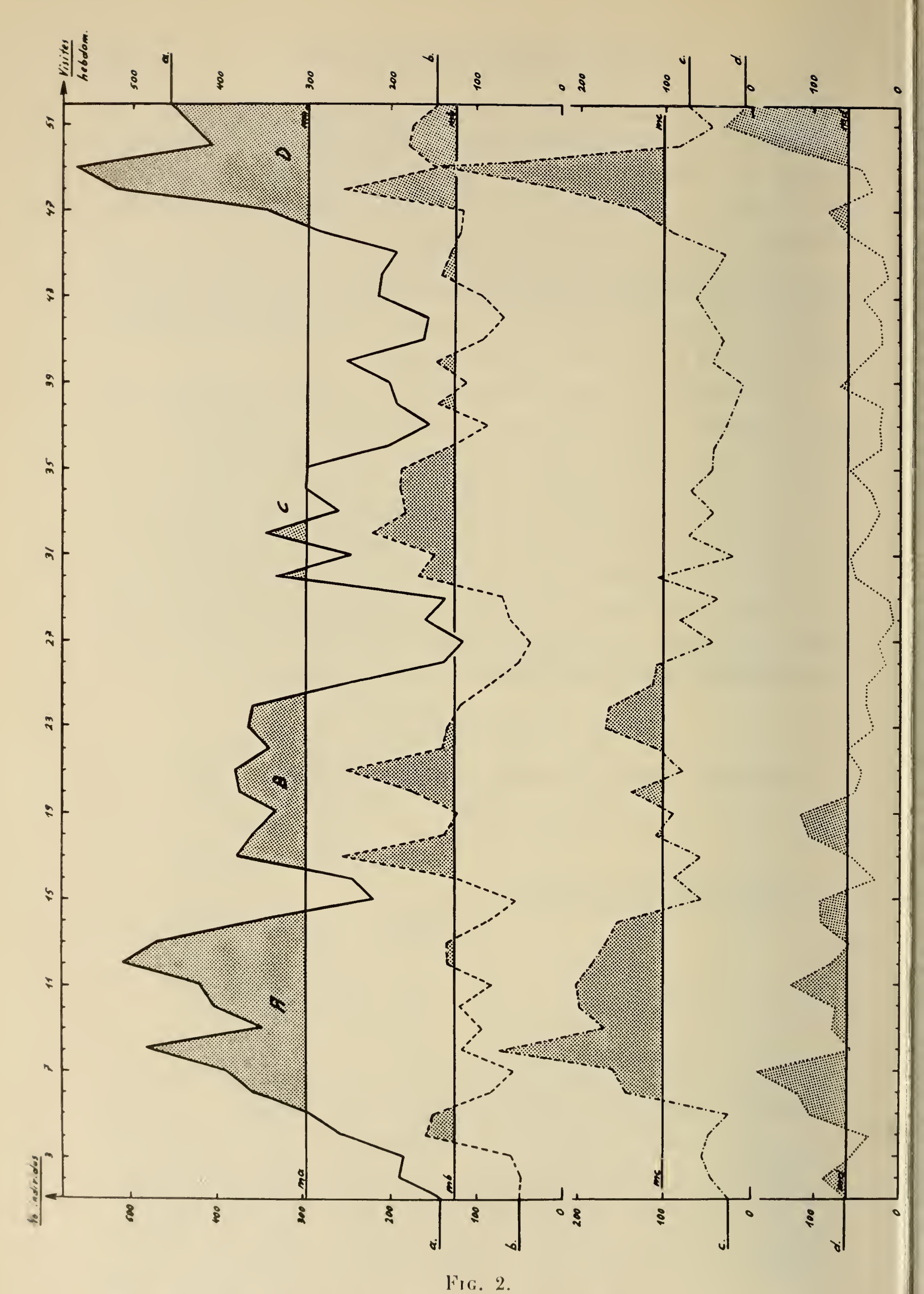


Fig. 2.

Représentation graphique de l'ensemble des piégeages: *a*, total des captures; *b*, captures avec la pomme; *c*, captures avec la viande; *d*, captures avec le fromage. 3, 7, 11, etc., changement général des appâts; ma, mb, mc, md, moyennes annuelles des captures. En grisé, nombre de captures supérieur à la moyenne annuelle. A, B, C, D, voir texte p. 351.

Répartition quantitative dans l'espace.

On ne peut l'envisager que pour les espèces abondamment représentées dans la grotte. Nous nous bornerons d'ailleurs ici à présenter les faits tels qu'ils se dégagent de nos résultats de piégeages et d'observations, car, faute de recherches plus précises et plus nombreuses, il nous est impossible pour le moment de comprendre le pourquoi de la présence abondante de telle ou telle espèce troglobie dans une région plutôt que dans une autre. La multiplicité des facteurs qui interviennent et la difficulté qu'il y a de les définir objectivement, en sont responsables.

Les 5 espèces troglobies peuvent être schématiquement réparties en deux catégories (cf. tableau III). D'une part nous trouvons les 2 Collemboles *Pseudosinella vandeli* et *Arrhopalites pygmaeus*, très fréquents dans les régions relativement proches de l'entrée (zones 8, 9 et 10), mais rares ou très rares même dans les parties plus éloignées (zones 1 à 6). D'autre part, il y a les 3 espèces *Plusiocampa sollaudi*, *Onychiurus handschini*, *Royerella villardi*, qui sont aussi bien représentées dans les régions antérieures que dans les régions terminales de la galerie B. Chacune des 5 formes troglobies est rare, très rare ou absente de la galerie d'accès.

L'unique troglophile abondant (Phoridés) est fréquent dans la galerie d'accès, assez fréquent dans les régions aval et moyenne du couloir B. Sa relative abondance au pied de la cheminée C_4, semble être en relation avec la nature lithologique (éboulis) de l'endroit.

La fréquence des espèces trogloxènes dans les différentes régions de la grotte correspond bien à ce que l'on attendait. Elle décroît assez rapidement à mesure que l'on s'éloigne de l'entrée.

Le cumul de nos appréciations (cf. tableau III) montre que certaines régions sont nettement plus favorables à la faune que d'autres. C'est le cas, par exemple, des zones 8 et 9 pour la faune troglobie, tandis que les zones 0, 2, 6 sont défavorables et la zone 5 très défavorable. Ici aussi, les causes de cet état de choses ne nous apparaissent pas clairement.

c) *Répartition chronologique*

A côté de l'aspect purement statique de la faune cavernicole tel que nous venons de le décrire, il est des plus intéressant d'en connaître l'aspect dynamique. En d'autres termes, il s'agit de

TABLEAU III

Fréquence des espèces abondamment représentées selon les différentes régions de la grotte

Régions (Cf. Plan II)	*Pseudosinella*	*Arrhopalites*	*Onychiurus*	*Royerella*	*Plusiocampa*	Phoridae	Opiliones *	*Micropterna* *	Cumul des 5 espèces troglobies	Cumul des 3 espèces troglophiles et trogloxènes
0	--	---	o	--	--	xx	xxx	xxx	---------/o	xxxxxxxx
1	---	---	x	x	xx	--	--	o	------/xxxx	----/o
2	--	--	--	-	-	x	--	o	---------	--/x/o
3	--	--	xx	--	--	--	--	o	---------/xx	----/o
4	--	-	xx	x	--	x	--	o	-----/xxx	--/x/o
5	---	---	--	--	--	--	-	o	-------------	---/o
6	--	--	-	-	--	--	-	o	---------	---/o
7	-	-	--	-	x	-	x	---	-----/x	----/x
8	xx	xxx	--	x	x	x	xx	xx	--/xxxxxxx	xxxxx
9	xxx	xx	x	x	xx	-	xx	xx	xxxxxxxxx	-/xxxx
10	xx	x	--	x	x	-	x	o	--/xxxxx	-/x/o

Echelle des fréquences: xxx très fréquent = plus de 30 % xx fréquent = de 20 à 30 % x assez fréquent = de 10 à 20 %
- peu fréquent = de 5 à 10 % -- rare = de 1 à 5 % --- très rare = moins de 1 %
o absent Les % s'entendent par rapport au nombre total d'individus capturés. * = estimations.

définir les variations qualitatives et quantitatives présentées par la faune terrestre de notre grotte durant la période d'observation. Ginet (1951) est l'un des rares auteurs à notre connaissance, qui ait effectué des recherches systématiques de quelque importance dans ce sens. Certes, on trouve bien ici et là dans la littérature des remarques concernant la présence ou la fréquence d'une espèce donnée suivant les saisons ou suivant les conditions variables du milieu souterrain. Mais très souvent ces indications ne sont pas étayées par un nombre suffisant d'observations pour être véritablement objectives, surtout en ce qui concerne les formes troglobies dont la biologie est dans l'ensemble mal connue.

Comme nous l'avons dit au chapitre I, page 327, nos fréquentes visites dans la Grotte du Chapeau de Napoléon et nos piégeages intensifs, ont eu certainement pour effet d'y perturber l'équilibre biologique qui y régnait auparavant. Dans quelle mesure au cours du temps, nous ne le savons pas et force est d'admettre que nos résultats ne nous donnent qu'un reflet plus ou moins déformé des phénomènes naturels.

Variations qualitatives dans le temps.

Elles affectent, comme prévu, uniquement les espèces non typiquement cavernicoles.

Parmi les troglophiles, les Phoridés (cf. fig. 4, b) sont l'objet d'une périodicité saisonnière très nette, étant absentes ou très sporadiques pendant les mois d'hiver (janvier, février, mars), et bien représentées durant les autres saisons. Le décalage qui existe entre les dates de disparition totale respectivement d'apparition régulière de cette espèce dans la galerie d'accès d'une part, dans les régions de la grotte plus éloignées de l'entrée d'autre part, soulignent bien l'origine externe de cette espèce.

Thelida atricornis ne s'est, elle, rencontrée qu'au printemps (mai-juin) et en automne (septembre-octobre). *Eugamasus m. magnus* semble être présent à l'intérieur de la grotte surtout pendant la mauvaise saison. Mais le plus bel exemple de périodicité saisonnière est fourni sans aucun doute par les Araignées, les Trichoptères et les Opilions, les derniers remplaçant les précédents durant l'automne et l'hiver. La date de l'invasion massive de la grotte par les Opilions coïncide avec celle des premiers gels automnaux. C'est à cette époque-là de l'année (septembre-octobre),

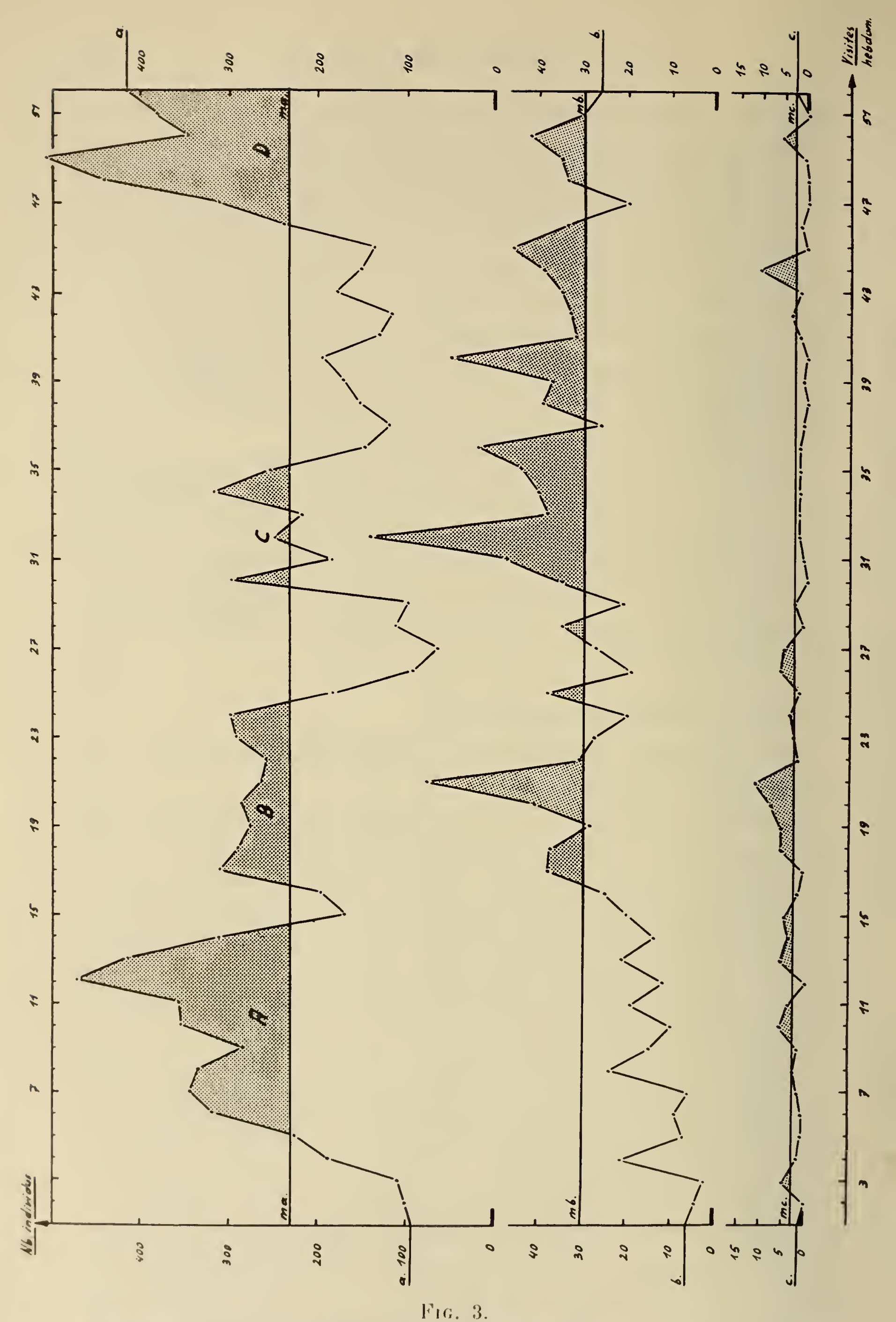


Fig. 3.

Piégeages des trois Collemboles troglobies: a, *Pseudosinella v. vandeli*; b, *Arrhopalites pygmaeus*; c, *Onychiurus h. handschini*; ma, mb, mc, moyennes annuelles des captures. 7, 11, 15, etc., changement général des appâts. En grisé, nombre de captures supérieur à la moyenne annuelle. A, B, C, D, voir texte p. 351.

qu'apparaissent d'ailleurs aussi le plus de formes trogloxènes dans la grotte.

La composition de la faune troglophile et trogloxène est donc en relation étroite avec l'alternance des saisons. Les quelques exemples énumérés sont suffisamment parlants pour nous dispenser d'entrer dans de plus amples détails.

Variations quantitatives dans le temps.

De nouveau, seules les espèces abondantes (5 troglobies, 1 troglophile) seront étudiées. La complexité des résultats nous oblige à les présenter de façon quelque peu schématique et pour chaque espèce séparément, avant d'entrer dans des considérations plus générales.

Ensemble de la faune: Les variations quantitatives dans le temps de l'ensemble des captures (total des captures sans distinction d'espèces) sont précisées par le graphique de la figure 2, a. Nous pouvons y distinguer 4 périodes d'inégale importance, pendant lesquelles les captures furent particulièrement abondantes. Ces périodes, que nous désignerons désormais pour simplifier par les lettres A, B, C et D, sont séparées l'une de l'autre par des laps de temps plus ou moins longs, allant de 2 à plus de 10 semaines. Les deux premières, soit A et B, sont comprises pendant l'été et une partie de l'automne 1961; la troisième (C) est à cheval sur les mois de décembre et janvier 1962, tandis que la quatrième (D) non terminée, débute au mois d'avril 1962. La période C est moins accusée et plus courte que les 3 autres. Le maximum d'abondance est atteint pendant la période D, avec près de 560 captures au cours d'une seule visite.

On peut se demander si les périodes A et B séparées par une faible et brève « dépression », ne doivent pas être envisagées comme faisant partie d'une même phase, la dépression n'étant qu'un « accident » sans grande signification. Tel n'est pas le cas, et le comportement de chaque espèce prise isolément, montrera qu'il s'agit bien de deux périodes distinctes.

Pseudosinella v. vandeli: Cette espèce étant de beaucoup la plus abondante, il est évident qu'elle soit caractérisée par une courbe de piégeage très semblable à la courbe générale (cf. fig. 3, a).

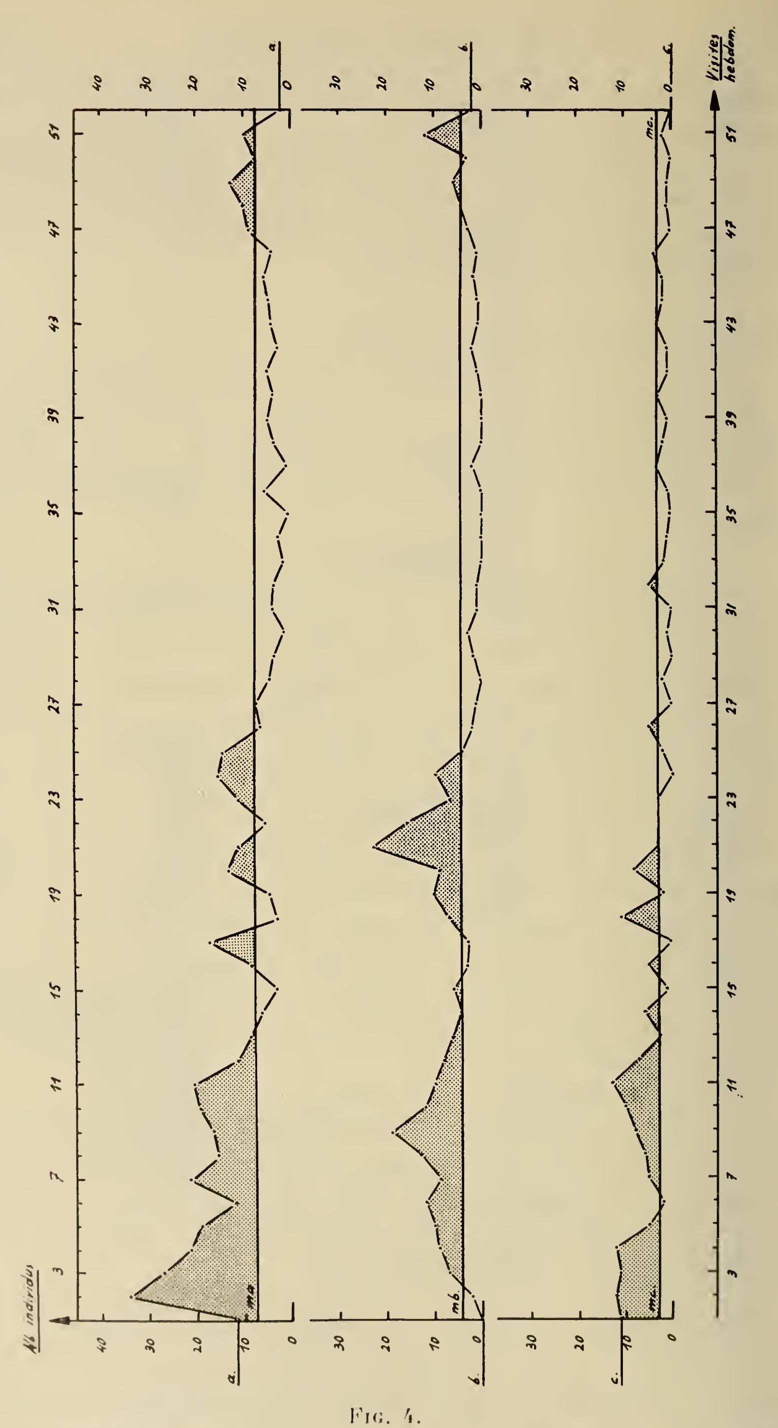


FIG. 4.

Piégeages divers: a, *Royerella villardi sermeti*; b, Phoridés; c, *Plusiocampa sollaudi*; ma, mb, mc, moyennes annuelles des captures. 3, 7, 11, etc., changement général des appâts. En grisé, nombre de captures supérieur à la moyenne annuelle.

Par rapport à cette dernière, la période D est légèrement mieux marquée.

Si l'on considère les courbes de la figure 6, on découvre que les 4 périodes d'abondance de *P. v. vandeli* ne se détachent clairement que dans deux cas (9 et 10), correspondant aux pièges situés dans la 1re salle et la galerie inférieure. Les deux séries de pièges 7 et 8 du bas de la galerie B, offrent des résultats beaucoup moins nets, tandis que partout ailleurs les totaux des captures par série varient sans parallélisme aucun entre eux ou avec les premiers cités.

Arrhopalites pygmaeus: il présente une courbe de piégeage (cf. fig. 3, b) beaucoup plus irrégulière que celle de *P. v. vandeli* et dont les multiples maxima sont nettement en relation avec l'état de décomposition de l'un des appâts (voir plus loin). Sur les 3 maxima particulièrement prononcés, 2 correspondent aux périodes B et C des courbes définies ci-avant, le troisième à un maximum secondaire de ces mêmes courbes. Il existe donc un parallélisme entre la fréquence de *P. v. vandeli* et celle d'*A. pygmaeus*, mais il n'est pas très évident.

Au cours de nos recherches, le nombre moyen des captures d'*A. pygmaeus* a sensiblement augmenté, pour atteindre après 5 semaines environ le double de ce qu'il était au début.

Onychiurus h. handschini, relativement très peu abondant, est plus fréquent par moments qu'à d'autres (cf. fig. 3, c). Sa courbe de piégeage possède un maximum qui correspond à la période B, et très exactement au premier grand maximum de la courbe d'*A. pygmaeus.* Durant les mois de décembre 1961, janvier et février 1962, le nombre des captures est particulièrement faible et peu variable.

Plusiocampa sollaudi (cf. fig. 4, c) est, en moyenne, nettement plus abondant pendant les 5 premiers mois de piégeages que par la suite. Les périodes A et B sont reconnaissables à la rigueur, mais estompées par le nombre toujours plus faible d'individus capturés.

Royerella villardi sermeti (cf. fig. 4, a) offre une courbe de piégeage plus facile à interpréter, avec une période A très bien marquée quoique plus précoce que chez *P. v. vandeli*, une période B moins stable, et une période D évidente mais de faible importance. De décembre 1961 à avril 1962, les *Royerella* sont rares et en nombre

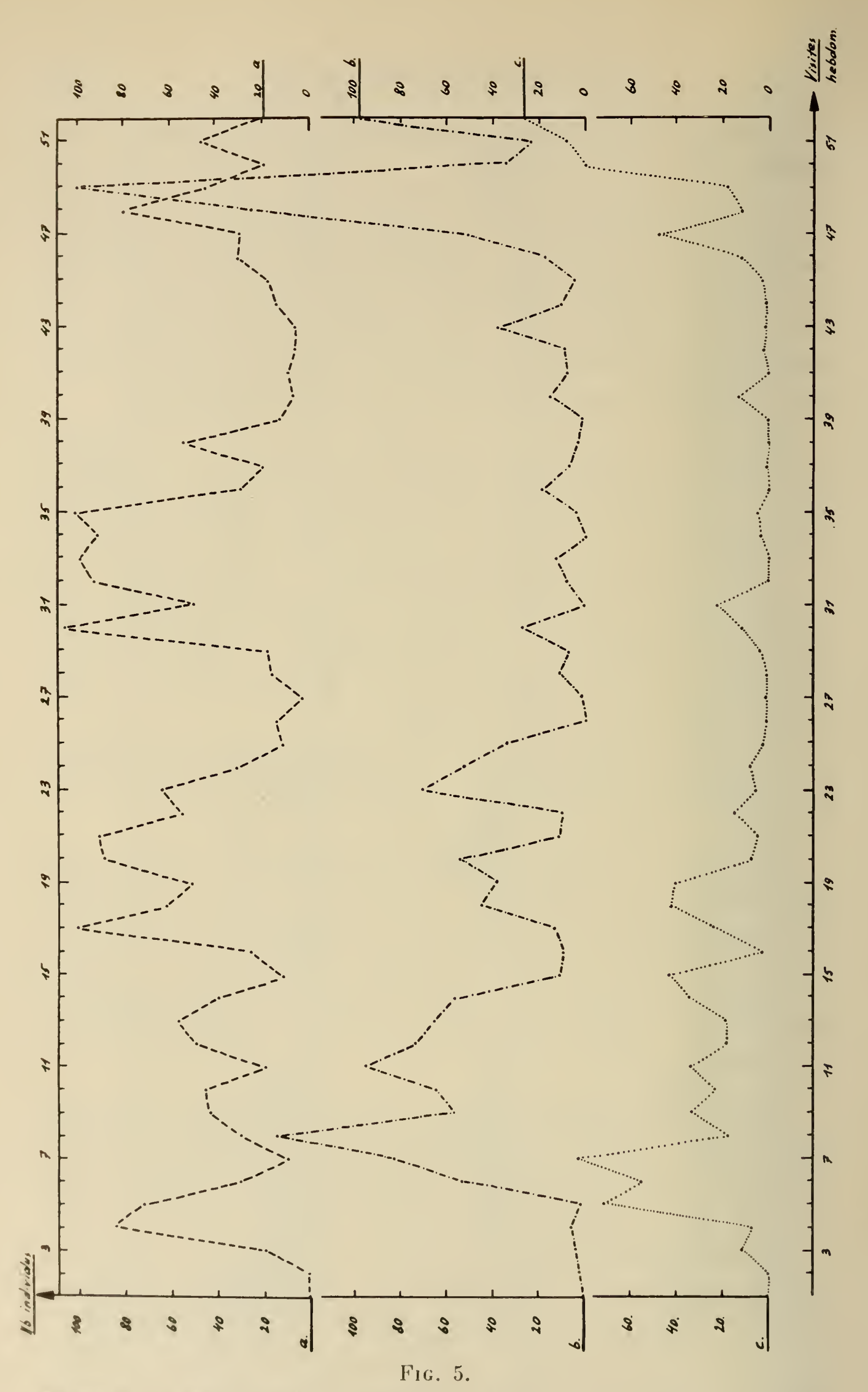


Fig. 5.

Piégeages de *Pseudosinella v. vandeli*: répartition des captures suivant les trois pièges de la série 9. 3, 7, 11, etc., changement général des appâts; a, piège n° 1 appât pomme; b, piège n° 2 appât viande; c, piège n° 3 appât fromage.

nettement inférieur à la moyenne annuelle. Ici aussi, il semble qu'il y a un épuisement de la population au cours du temps, mais seule une prolongation de nos piégeages aurait pu le prouver.

La présence des Phoridés est caractérisée par une périodicité saisonnière ainsi qu'il l'a été dit plus haut. Toutefois, leur abondance dans la grotte durant la belle saison est sujette à des variations sensibles. La courbe de piégeage (cf. fig. 4, b) permet ainsi de distinguer 3 périodes d'abondance distinctes, correspondant aux périodes A, B et D des espèces précédentes.

Discussion: De l'ensemble des faits exposés ci-dessus, se dégagent quatre constatations essentielles:

1) La faune troglobie est l'objet de variations quantitatives importantes dans le temps, et ceci est valable pour les 5 espèces typiquement cavernicoles étudiées.

2) L'unique espèce troglophile envisageable subit également des variations quantitatives pendant sa période de présence régulière dans la caverne.

3) Les principales variations quantitatives de chacune des composantes troglobies et de la composante troglophile sont, dans les grandes lignes, synchrones, pour autant qu'elles existent et soient mises en évidence par un nombre suffisant de captures.

4) Trois espèces *(A. pygmaeus, R. villardi, P. sollaudi)* semblent avoir été influencées de façon sensible par nos piégeages intensifs, dans un sens (prolifération chez *A. pygmaeus*) ou dans l'autre (appauvrissement chez *R. villardi* et *P. sollaudi*).

Du point de vue purement statistique, on peut critiquer certaines de nos déductions. De fait, dans les courbes envisagées (cf. fig. 2, a; 3, a, b et c; 4, a, b et c, et 6) nous utilisons des données non homogènes, chaque courbe cumulant les résultats de captures effectuées à l'aide de 3 appâts différents dont le pouvoir attractif n'était pas constant d'un piégeage à l'autre. Rappelons en effet, que les renouvellements d'appâts n'eurent lieu que toutes les 2 (viande) ou 4 (pomme et fromage) semaines. Les courbes des figures 2, b, c, d, et 5, a, b, c, sont ainsi dissemblables entre elles et au surplus assez différentes des courbes générales. Cependant, un examen plus approfondi montre que les décalages de 1 à 3 semaines existants entre les maxima accusés, ou les minima,

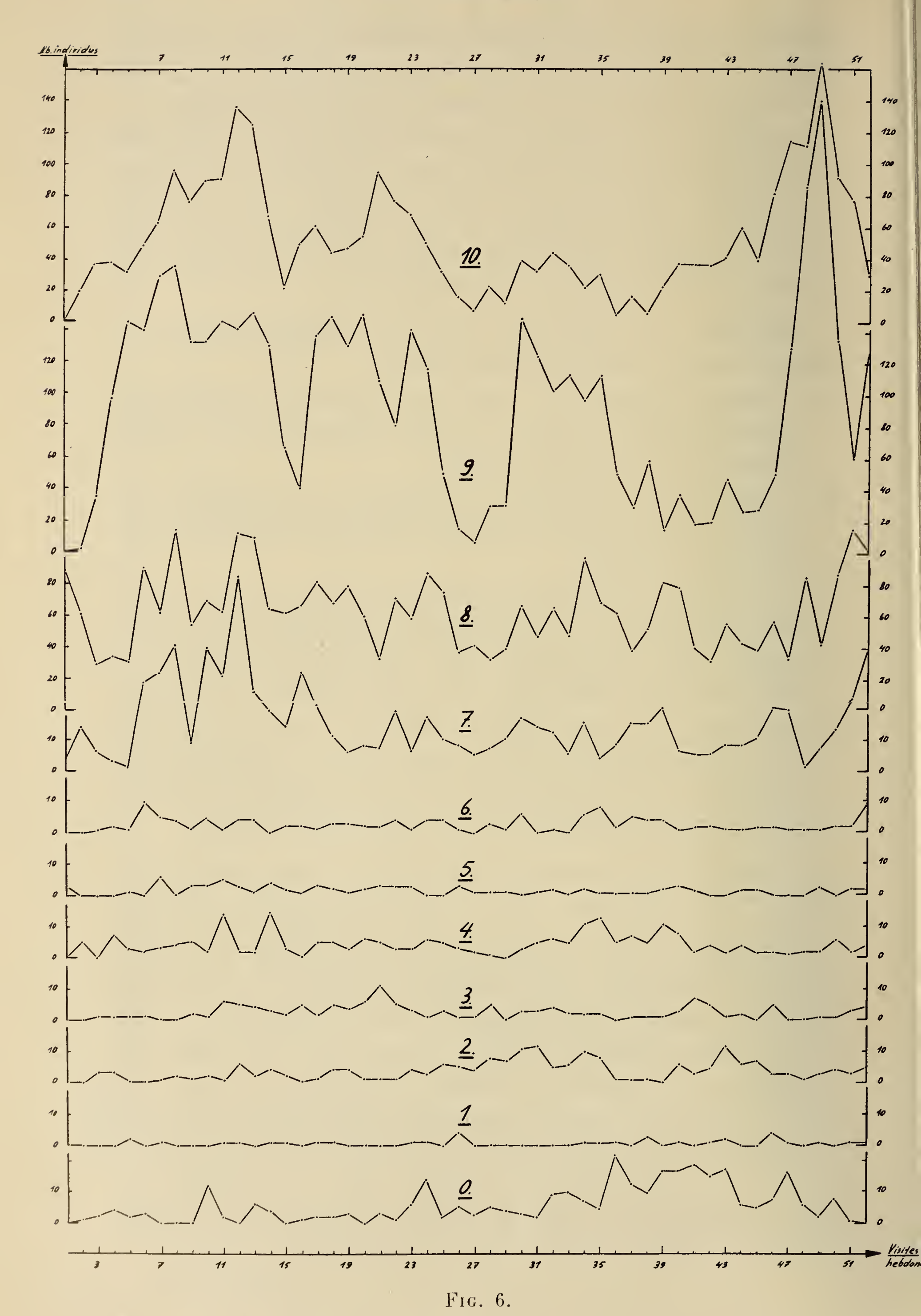


Fig. 6.

Piégeages de *Pseudosinella v. vandeli*: répartition des captures suivant les dix séries de pièges (n° *1* à *10*) et le piège de contrôle (n° *0*). 3, 7, 11, etc., changement général des appâts.

sont dûs en grande partie à des effets d'interférence entre les 3 appâts utilisés. Le pouvoir attractif de la viande est maximum après une semaine, celui de la pomme au bout de 2 semaines environ et celui du fromage après 4 semaines seulement (cf. fig. 5 par exemple). Il en résulte que très souvent un maximum de captures

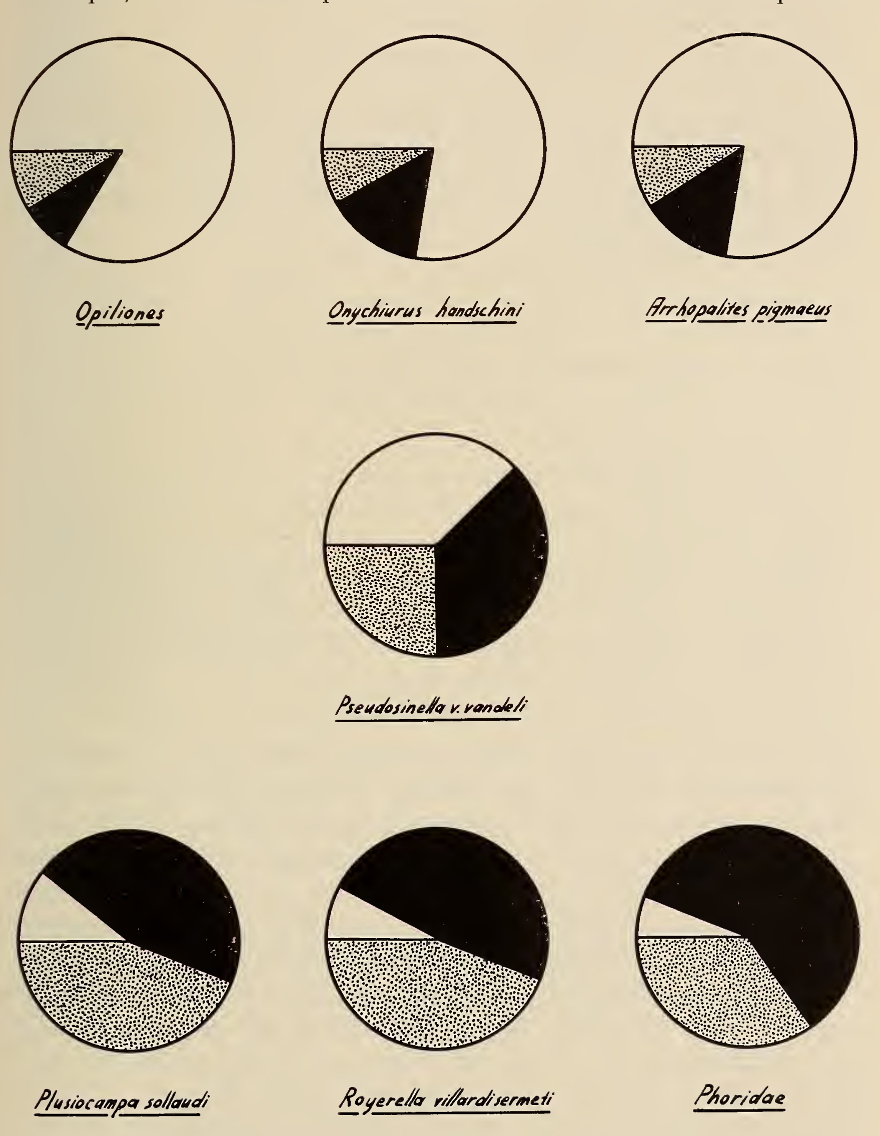


Fig. 7.

Attirance sélective des appâts chez les espèces les plus fréquentes: blanc, pomme; noir, viande; pointillé, fromage. La surface des secteurs est proportionnelle au nombre d'individus capturés dans chaque cas.

pour un appât coïncide avec des minima pour les deux autres. L'irrégularité et la dissemblance apparente des courbes de piégeages n'ont pas d'autres causes, et elles s'expliquent parfaitement bien de cette façon. En définitive, les 3 pièges d'une même série étant toujours situés très près l'un de l'autre, on peut admettre que le nombre total des animaux capturés à l'aide de ceux-ci chaque semaine, donne une indication parfaitement valable sur la densité de la faune dans une région donnée, et, à plus longue échéance, sur ses variations quantitatives. Mais il est tout aussi évident que l'emploi d'un seul appât, de qualité si possible constante au cours du temps, serait souhaitable et faciliterait considérablement l'interprétation des résultats.

Il est intéressant de remarquer que la période d'abondance C ne concerne que *P. v. vandeli* et *A. pygmaeus*. Chez la première de ces espèces, on voit (cf. fig. 5) que seul un appât en est responsable (pomme), contrairement à ce qui s'observe au cours des périodes A, B et D, où les deux autres appâts (viande et fromage) attirèrent la majorité des animaux.

Quant à l'origine des variations quantitatives mises en évidence, nous ne sommes pas en mesure de l'expliquer. Il semble bien qu'il s'agisse d'un phénomène général répondant à une cause commune, mais force est de constater à nouveau que seules des recherches de longue durée et dans plusieurs grottes simultanément permettraient de sortir du domaine de l'hypothèse. On peut être tenté évidemment de voir, chez *R. villardi* en particulier, une sorte de rythme saisonnier comparable à celui des Phoridés. Rien toutefois ne le prouve et il peut n'y avoir là, qu'une convergence purement accidentelle. Le « climat » de la grotte étant très homogène et très stable, il parait à peu près exclu qu'il ait une influence notable sur la faune. Le seul facteur météorologique externe qui ait des répercussions sensibles dans le milieu souterrain considéré, n'intervient en tout cas pas directement. En effet, entre l'importance des précipitations ou le ruissellement qui en résulte à l'intérieur de la grotte, et le nombre des captures, il n'existe aucune relation évidente de cause à effet. Enfin, les déplacements d'air quoique très craints par les animaux cavernicoles et sujets à des fluctuations plus ou moins nettes à certains endroits de la Grotte du Chapeau de Napoléon (cf. p. 325), ils ne nous semblent de loin pas suffisants dans la partie supérieure du réseau pour jouer un rôle important. Il est vrai

qu'ils permettraient peut-être de comprendre pourquoi les variations quantitatives des captures de *P. v. vandeli* sont beaucoup plus nettes dans la galerie inférieure et la 1re salle que dans la galerie B, où l'atmosphère est de toute évidence absolument calme.

d) *Attirance sélective des appâts*

L'emploi systématique de 3 appâts de nature différente a permis de préciser les préférences alimentaires des 7 espèces les plus souvent rencontrées. Dans le tableau ci-dessous, le nombre d'individus attirés par chaque type d'appât est exprimé en % du nombre total de captures de l'espèce considérée dans les pièges des séries 1 à 10.

Tableau IV

Attirance sélective des appâts (cf. aussi fig. 7)

Espèces	Appâts		
	Pomme	Viande	Fromage
Opilions	84%	7%	9%
Onychiurus h. handschini	78%	14%	8%
Arrhopalites pygmaeus	78%	13%	9%
Pseudosinella v. vandeli	40%	37%	23%
Plusiocampa sollaudi	11%	45%	44%
Royerella villardi sermeti	8%	48%	44%
Phoridés	6%	65%	29%

Deux groupes d'espèces s'opposant nettement peuvent être distingués. Dans le premier nous trouvons *A. pygmaeus*, *O. handschini* et les Opilions, intéressés avant tout par l'appât végétal (pomme). Dans le second, les Phoridés, *R. villardi* et *P. sollaudi* marquent au contraire une nette préférence à l'égard des appâts d'origine animale (viande et fromage). *P. vandeli* représente un cas intermédiaire, puisqu'il est attiré presque autant par la viande que par la pomme, et qu'il ne dédaigne pas non plus le fromage.

Chapitre IV

DESCRIPTION DE LA LARVE DE *ROYERELLA VILLARDI SERMETI* JEANNEL (COLEOPTERA)

En cours de travail, nous avons eu la chance de recueillir dans nos pièges 3 exemplaires d'une larve de Staphylinoïdea (Coleoptera) non encore décrite dans la littérature. M. Claude Besuchet (Muséum d'Histoire naturelle de Genève), qui a examiné la première de ces captures, nous a, par ses conseils et son aide, permis d'entreprendre nous-même la dissection et la description de cette larve. Nous lui réitérons ici nos remerciements.

Bien que n'ayant pu le prouver par l'élevage, que ce soit à partir d'une de ces larves (les 3 exemplaires ont été reconnus en laboratoire seulement, dans du matériel déjà fixé), ou à partir de l'imago, nous pensons qu'il ne peut s'agir que de larves de *Royerella villardi sermeti* Jeannel, le seul coléoptère pouvant entrer en ligne de compte parmi ceux fréquentant la Grotte du Chapeau de Napoléon. L'ensemble des caractères observés permet en tout cas d'affirmer qu'elles appartiennent bien, tout comme les *Royerella*, à la famille des Catopidae (cf. Böving et Craighead 1931, Paulian 1941), et plus précisément à la sous-famille des Bathysciinae (cf. Jeannel 1911 et 1924). Aucune larve de *Royerella* n'est encore connue. Cependant, Capra (1924) et plus tard Brasavola de Massa (1931) ont décrit et figuré la larve d'une espèce d'un genre très voisin, espèce qui a même été rattachée au genre *Royerella* lors de sa description, mais qui en a été séparée par la suite (cf. Capra et Conci 1951): *Dellabeffaella roccai* Capra. La morphologie de la larve de cette espèce est très voisine de celles que nous avons examinées et que nous décrivons ci-dessous.

Les larves en question ont été toutes trois capturées au même endroit dans la grotte (zone 9, boyau latéral), à une semaine d'intervalle l'une de l'autre, soit successivement les 16, 23 et 30 janvier 1962. A cet endroit, mais en dehors des pièges et sur un espace très restreint, nous avions observé les 31 octobre et 7 novembre 1961, de très nombreux *Royerella* adultes se déplaçant en tous sens et en proie à une agitation inhabituelle. Nous y avons prélevé vivants,

28 individus, qui déployèrent une forte activité sexuelle pendant les deux premières semaines de leur captivité en laboratoire. La ponte suivant de près la copulation (Paulian 1941), on peut supposer que les 3 larves découvertes en janvier 1962 sont issues d'œufs pondus en octobre ou novembre 1961. Dans ce cas, elles seraient âgées donc de deux à trois mois, ce qui correspond à une durée de vie larvaire assez normale pour un Bathysciiné de ce type (cf. Glaçon 1955).

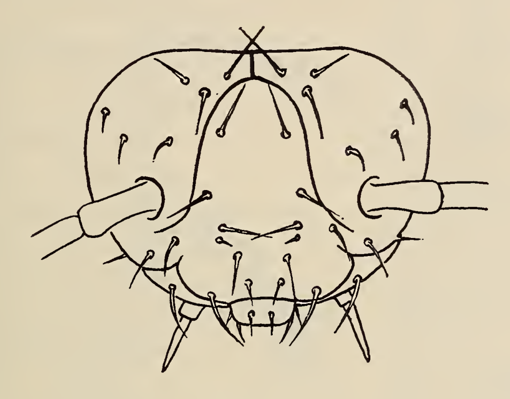


Fig. 8.

Larve de *Royerella villardi sermeti* Jeann. (n° 36.92): chétotaxie de la tête (vue dorsale).

Enfin, ces larves sont, semble-t-il, saprophages. Deux d'entre elles ont été attirées en effet par des fragments de viande, la troisième au contraire par un morceau de pomme.

Morphologie larvaire.

Longueur tête-pseudopode (soies non comprises) des trois exemplaires capturés: 2,5, 3,5 et 3,6 mm.

Larve allongée, campodéiforme, à corps légèrement convexe, nettement plus rétréci en arrière qu'en avant (fig. 9 et 10).

Téguments complexes, peu chitinisés, rarement lisses; ils sont finement spinulosés, granuleux, ou recouverts d'écailles simples à bord arrondi, acuminé, festonné, frangé, ou d'écailles composées sous forme de crêtes denticulées plus ou moins longues et étroites (fig. 12, d et 12, f). Macrochètes de deux types, simples ou cupuliformes à surface cannelée, ces derniers uniquement localisés sur la face tergale du corps (fig. 12, e).

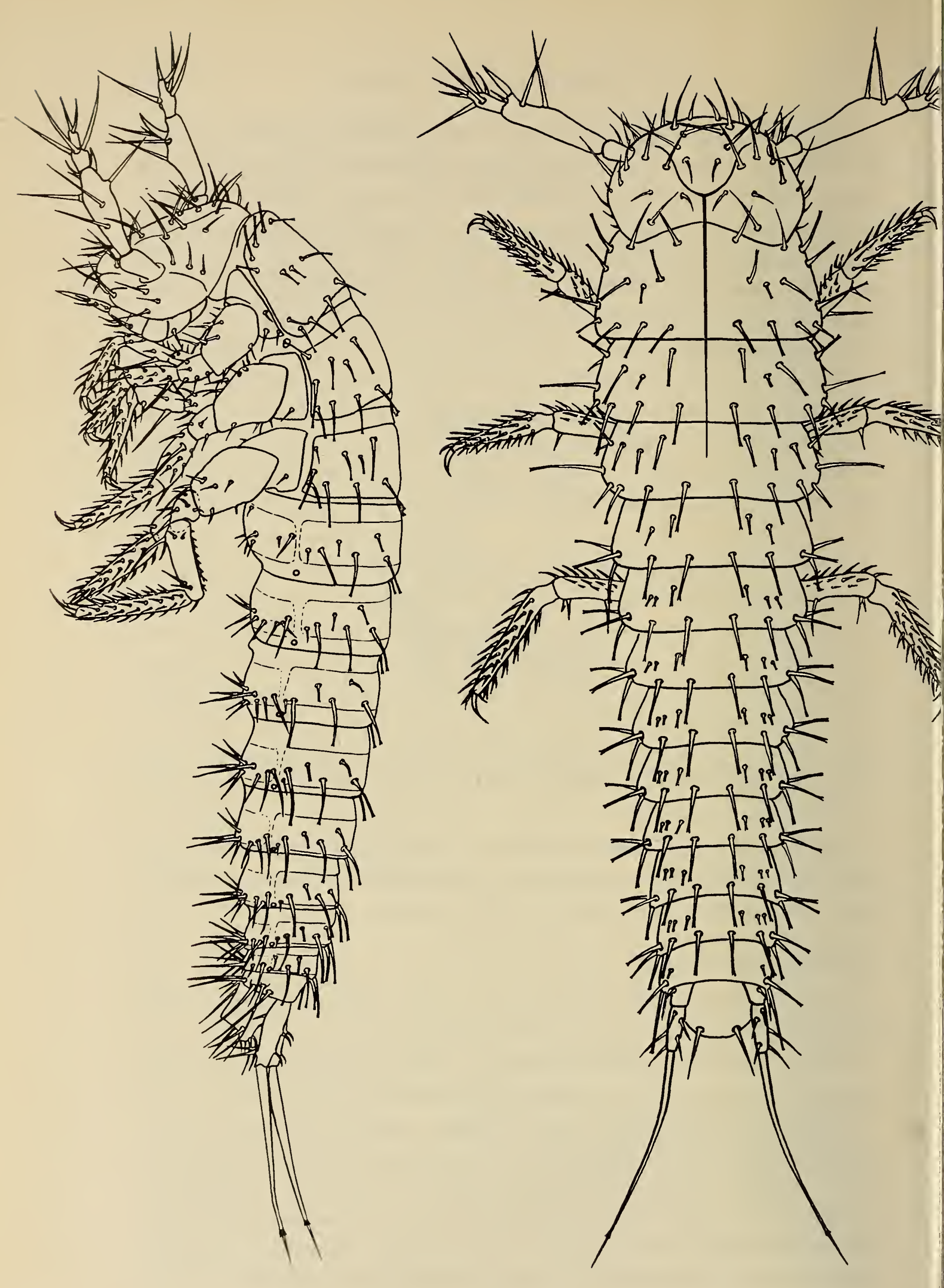


Fig. 9.

Larve de *Royerella villardi sermeti* Jeann. (nº 35.92): vue latérale, légèrement de trois-quarts. Les contours des sclérites sont en grande partie supposés sur notre dessin.

Fig. 10.

Larve de *Royerella villardi sermeti* Jeann. (nº 37.92): vue dorsale. Les tergites, indistincts, ne sont pas indiqués.

Coloration brune claire de la tête; corps blanchâtre sur sa face sternale, jaune sale sur le dos; les derniers segments abdominaux sont nettement plus foncés que la partie antérieure de l'abdomen et le thorax, leur couleur variant du jaune-brun au brun clair.

Tête arrondie, fortement inclinée vers le bas, ce qui, si l'on examine la larve de dos, lui confère une allure transverse (fig. 9). En réalité, elle est presque aussi longue que large (fig. 8). Pas de rétrécissement collaire dans la partie postérieure. Microsculpture formée d'écailles de divers types (fig. 12, f). Aire ensiforme arrondie en arrière, atteignant la base de la tête. Suture épicraniale courte, prolongée par une ligne dorsale très nette jusqu'au milieu du dernier segment thoracique. Suture gulaire courte, indistincte. Ocelles nuls. Labre (fig. 11, d et e) articulé, transverse, arrondi aux angles et en avant, portant sur sa face antérieure 2 pores sensoriels et 10 macrochètes, dont 6 alignés sur le rebord distal; sur la face postérieure, disposés en une ligne marginale régulière, 3 paires de macrochètes et 4 organes claviformes; en arrière de ceux-ci, 2 papilles sensorielles. Epipharynx (fig. 11, e) bordé latéralement de très fins poils en files parallèles, avec 5 paires de papilles sensorielles, 3 d'entre elles constituant une rangée transverse médiane, et un massif fortement pubescent, allongé et rétréci progressivement vers l'arrière.

Antennes (fig. 11, a et b) de trois articles. Premier article à peine tronc-conique, plus long que large, en partie couvert de spinules, portant un macrochète et 5 pores sensoriels. Second article deux fois et demi plus long que le premier, irrégulièrement renflé dans sa moitié distale du côté antérieur, spinulé dans sa partie basale, portant 5 macrochètes, un pore sensoriel et deux vésicules hyalines préapicales de tailles très différentes. Troisième article un peu moins long que le premier, portant quelques spinules sur sa face dorsale, 4 macrochètes et un pore sensoriel, terminé enfin par deux vésicules hyalines dont l'une est apicale et l'autre, plus petite et plus effilée, latérale. Antennifère présent, normalement développé.

Mandibules (fig. 11, c) bidentées à l'apex, la dent principale portant en outre dorsalement 3 petites cuspides obtuses alignées d'avant en arrière. La mandibule droite ne diffère de la gauche, que par un développement moindre de ces cuspides accessoires. Face dorsale en courbe régulière avec un macrochète en son milieu, et un

pore sensoriel; face ventrale portant un volumineux macrochète. Côté rostral, une prostheca forte, simple et aiguë, suivie d'une mola très importante portant en haut de nombreuses petites dents disposées en plusieurs rangées obliques et parallèles, remplacées progressivement vers le bas par des crêtes continues finement denticulées.

Maxilles (fig. 11, f) assez longues et fortes. Cardo court, transverse. Stipe deux fois plus long que large, à peine plus étroit dans sa partie distale qu'à sa base, portant 3 macrochètes et un pore sensoriel. Lacinia de même longueur que le palpe, robuste, s'amincissant régulièrement en direction de l'apex qui est bifide et constitué d'une pointe obtuse et d'un crochet peu marqué, avec 5 fortes épines et une fine pubescence sur sa marge rostrale en plus de 2 macrochètes ventraux. Galéa bifrangée. Palpifère bien développé, prolongé par un palpe maxillaire triarticulé; premier article aussi long que large, avec un pore sensoriel ventral; second article un peu plus long et plus étroit que le précédent, légèrement pubescent comme celui-ci sur sa face rostrale et présentant 2 macrochètes et un pore sensoriel; troisième article aussi long que les deux premiers réunis, étroit, accompagné à sa base du côté dorsal d'un petit organe hyalin en tube.

Labium (fig. 11, g) à ligule large et courte, très légèrement bilobée à l'apex, terminée par une couronne de poils et présentant 2 soies latérales réduites ainsi qu'une paire de pores sensoriels sur sa face antérieure. Paraglosses présentes avec une soie unique très courte à l'apex. Palpe labial formé de 2 articles dépassant de peu la ligule; premier article deux fois plus long que large, couvert partiellement de poils épars, avec un pore sensoriel sur la face interne; deuxième article deux fois moins long et moins large que le premier, avec un pore sensoriel latéral et un apex arrondi portant de petits cônes sensoriels. Prémentum transverse, droit sur son bord antérieur, avec ventralement 2 paires de macrochètes et une paire de pores sensoriels. Mentum grossièrement trapézoïdal, portant une paire de grandes soies et 4 pores sensoriels.

Segments thoraciques tous plus larges que longs, le mésothorax étant de largeur à peine supérieure à celle des deux autres; méso- et métathorax de longueur semblable, nettement plus courts que le prothorax. Stigmate mésothoracique situé à la marge antérieure du segment. Chétotaxie identique sur les deux derniers segments

thoraciques (fig. 9 et 12, b). Microsculpture de la face tergale formée de ponctuations, d'écailles et de crêtes denticulées (fig. 12, b et d).

Pattes (fig. 12, a) semblables mais augmentant légèrement de taille d'avant en arrière, constituées de 5 articles; macrochètes

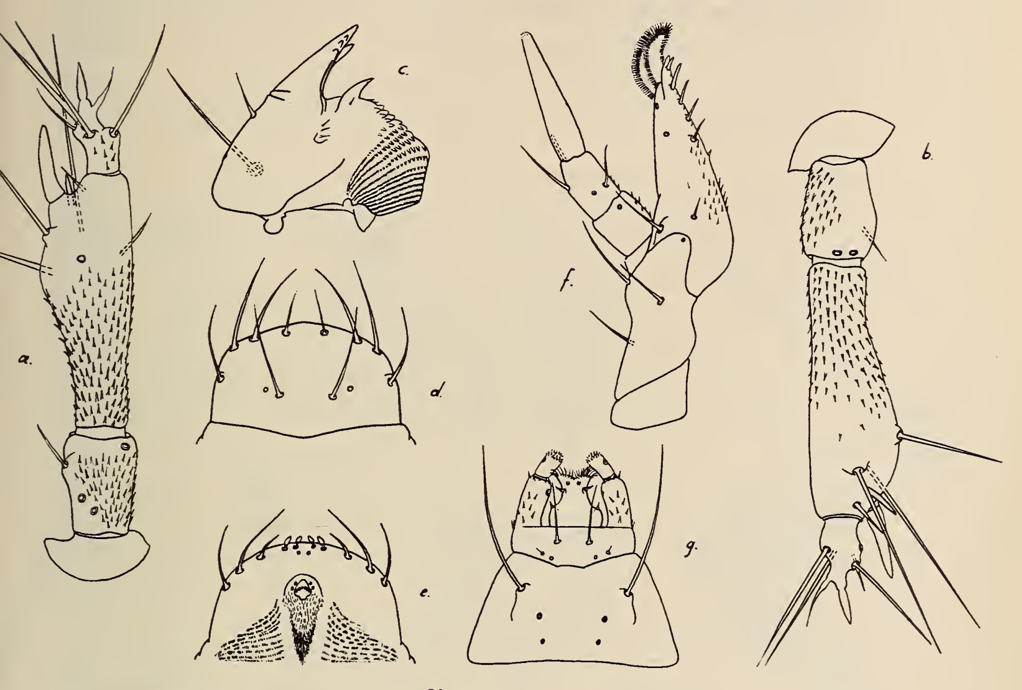


Fig. 11.

Larve de *Royerella villardi sermeti* Jeann. (n° 36.92): a, antenne droite, face dorsale; b, antenne gauche, face latéro-ventrale; c, mandibule gauche, face dorsale; d, labre, face dorsale; e, labre et épipharynx, face ventrale; f, maxille droite, face ventrale; g, labium, face ventrale. Tous les éléments de la figure sont dessinés à la même échelle.

sur les cinq articles, dont les 4 premiers sont en outre finement pubescents par endroits. Hanche deux fois plus longue que large; trochanter très court; fémur près de trois fois plus long que le trochanter, avec ventralement, à son extrémité proximale, un macrochète de grande taille. Tibia aussi long que les deux articles précédents réunis, portant de très nombreux macrochètes. Griffe forte, cannelée dans sa partie moyenne, les cannelures s'anastomosant dans la région proximale où sont implantées 2 fortes soies respectivement ventrale et dorsale.

Abdomen comptant 10 segments, dont les 9 premiers diminuent régulièrement de longueur et de largeur d'avant en arrière. Sclérites indistincts aussi bien sur la face sternale que tergale. Chétotaxie (fig. 12, c) semblable sur les segments I à VIII; macrochètes disposés sur toute la surface des tergites, sur la marge postérieure seulement des sternites. Microsculpture formée de granulations et de poils très courts. Stigmates abdominaux au nombre de 8 paires, localisés sur le bord postérieur des 8 premiers segments. Segment IX prolongé par deux urogomphes biarticulés, avec un premier

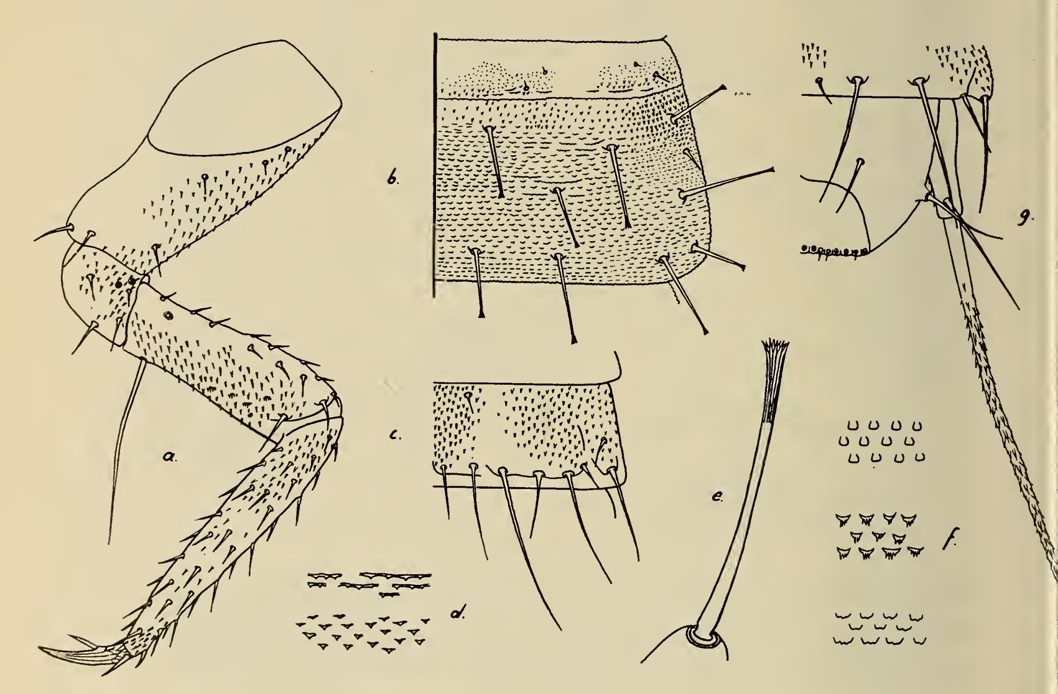


Fig. 12.

Larve de *Royerella villardi sermeti* Jeann. (n° 36.92): a, patte intermédiaire droite; b, chétotaxie du mésothorax, face dorsale, moitié droite; c, chétotaxie du IVe segment abdominal, face ventrale, moitié gauche; d, microsculpture de la face tergale du thorax; e, macrochètes cupuliformes de la face tergale; f, divers types d'écailles du crâne; g, segments abdominaux IX et X, face ventrale. Les éléments a, b, c et g sont dessinés à la même échelle.

article portant 4 macrochètes; un second article presque quatre fois plus long que le précédent, terminé par une courte soie et recouvert, sauf dans sa région proximale, d'écailles allongées et acuminées

(fig. 12, g). Pseudopode anal bien développé, plus long que les derniers segments abdominaux, arrondi puis droit à l'apex, portant 3 paires de macrochètes.

Les préparations microscopiques justificatives de la description ci-dessus sont déposées à l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel. Les deux larves non disséquées ont été remises au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Nos recherches ont établi l'existence dans la Grotte du Chapeau de Napoléon, d'une faune riche d'au moins 39 espèces, dont 7 sont des troglobies stricts. Quinze autres espèces ont été recueillies sous forme de restes divers (coquilles, ossements). En outre, la larve encore inconnue d'un Coléoptère Bathyciinae cavernicole fut découverte et a fait l'objet d'une description détaillée.

A l'aide de piégeages hebdomadaires, nous avons mis en évidence la répartition quantitative, topographique et chronologique de la faune. La grande homogénéité du milieu souterrain envisagé, ne nous a pas permis de découvrir les relations certaines existant entre celui-ci et les particularités de la faune. Les variations quantitatives de cette dernière, demeurent notamment sans explication satisfaisante.

Dans son ensemble, la présente étude s'est révélée beaucoup plus fructueuse que nous ne l'attendions, même si la plupart des nombreuses questions qu'elle a soulevées n'ont pas été résolues. Son seul et modeste mérite est peut-être justement de nous avoir fait entrevoir la complexité des problèmes qui se posent dans un milieu pourtant bien délimité. Les résultats acquis justifieraient sans nul doute de nouvelles recherches, dans un cadre plus large et à l'aide de méthodes différentes.

ZUSAMMENFASSUNG

In der « Grotte du Chapeau de Napoléon » (Neuenburger Jura) wurden 39 Tierarten nachgewiesen, worunter 7 Troglobionten, ferner Reste von 15 anderen Arten (Schalen, Knochen). Eine bisher unbeschriebene Larve eines Höhlenkäfers (Bathyciinae) wird genau untersucht.

Das Ergebnis während eines Jahres allwöchentlich geleerter Fallen gibt eine Übersicht über die quantitative Verteilung der Fauna in Raum und Zeit. Für eine befriedigende Erklärung dieser Verteilung wären weitere Forschungen erforderlich.

SUMMARY

39 species of animals were observed in the « Grotte du Chapeau de Napoléon » (Neuchâtel Jura) of which 7 were troglobionts. There occurred also the remains of 15 other species (shells, bones). An hitherto undescribed larva of a cave coleopteron *(Bathyciinae)* has been studied.

The results obtained in one year from visiting weekly the traps gives a quantitative distribution of the fauna both in space and in time. Further research is required in order to obtain a satisfactory interpretation of this distribution.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

Aellen, V. 1949. *Les chauves-souris du Jura neuchâtelois et leurs migrations.* Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 72: 23-90.

— 1952. *La faune de la grotte de Moron (Jura suisse).* Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 75: 139-151.

— et Strinati, P. 1962. *Nouveaux matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse.* Rev. suisse Zool. 69: 25-66.

Audétat, M. 1962. *Essai de classification des cavernes de Suisse.* Stalactite (Org. Soc. suisse Spéléol.) 5 (7): 251-300.

Böving, A. G. et Craighead, F. C. 1931. *An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera.* Ent. Amer., Brooklyn 11 (1930-31): 1-351.

Brasavola de Massa, A. 1931. *Note sulle larve dei generi Neobathyscia Müll. e Royerella Jeann.* LVIII Pubbl. Soc. Mus. civ. Rovereto: 13-14.

Burger, A. 1959. *Hydrogéologie du bassin de l'Areuse.* Bull. Soc. neuchâtel. Géogr. 52: 5-304.

Capra, F. 1924. *Sulla fauna della Grotta del Pugnetto in Val di Lanzo.* Atti Accad. Sci. Torino 59: 153-161.

— et C. Conci. 1951. *Nota sulle grotte del Pugneto in val di Lanzo e sulla loro fauna (Piemonte).* Rass. speleol. ital. 3 (3): 73-76.

CAUMARTIN, V. et P. RENAULT. 1958. *La corrosion bio-chimique dans un réseau karstique et la genèse du mond-milch.* Notes biospéol. 13: 87-109.

COOREMAN, J. 1954. *Notes sur quelques Acariens de la faune cavernicole.* Bull. Inst. Sci. nat. Belg. 30 (34): 1-19.

DEROUET, L. et DRESCO, E. 1955. *Etudes sur la grotte de Pèneblanque. I. Faune et Climats.* Notes biospéol. 10: 123-131.

GINET, R. 1951. *Etude écologique de la grotte de la Balme (Isère).* Bull. biol. France-Belg. 85: 422-447.

— 1952. *La grotte de La Balme (Isère); topographie et faune.* Bull. Soc. linn. Lyon 21 (1): 4-17; (2): 27-30.

— 1953. *Faune cavernicole du Jura méridional et des Chaînes Subalpines dauphinoises. I. Crustacés aquatiques.* Notes biospéol. 8: 185-198.

— 1955. *Études sur la biologie d'Amphipodes troglobies du genre « Niphargus ». I. Le creusement de terriers; relations avec le limon argileux.* Bull. Soc. zool. Fr. 80: 332-349.

— 1960. *Ecologie, éthologie et biologie de « Niphargus » (Amphipodes Gammaridés hypogés).* Ann. Spéléol. 15: 127-376.

GISIN, H. 1960*a*. *Collembolenfauna Europas.* Genève, 312 p.

— 1960*b*. *Collemboles cavernicoles de la Suisse, du Jura français, de la Haute-Savoie et de la Bourgogne.* Rev. suisse Zool. 67: 81-99.

GLAÇON, S. 1955. *Remarques sur la morphologie et la biologie de quelques larves de Bathysciinae cavernicoles.* C. R. Acad. Sci. Paris 240 (6): 679-681.

JEANNEL, R. 1911. *Revision des Bathysciinae (Coléoptères Silphides). Morphologie, distribution géographique, systématique. Biospeologica XIX.* Arch. Zool. exp. gén. Paris (5) 7: 1-641.

— 1924. *Monographie des Bathysciinae. Biospeologica L.* Arch. Zool. exp. gén. Paris 63: 1-436.

— 1926. *Faune cavernicole de la France avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain.* Encycl. ent. Paris A 7: 334 p.

— 1943. *Les fossiles vivants des cavernes.* Paris, 321 p.

— 1955. *Répartition du Royerella villardi Bedel dans le Jura (Coleoptera Bathysciitae).* Notes biospéol. 10: 23-26.

MATILE, L. 1962. *Contribution à l'étude de la faune cavernicole de la Suisse. Diptères.* Mitt. schweiz. ent. Ges. 35: 121-130.

PAULIAN, R. 1941. *Les premiers états des Staphylinoidea (Coleoptera). Étude de morphologie comparée.* Mém. Mus. Hist. nat. Paris, 15: 1-361.

QUARTIER-LA-TENTE, E. 1895. *Le canton de Neuchâtel. 3e série: Le Val-de-Travers.* Neuchâtel, 818 p.

Rickenbach, E. 1926. *Description géologique du territoire compris dans les feuilles 278 et 280 de l'atlas topographique de Siegfried, savoir du Val-de-Travers entre Fleurier et Travers, du cirque de Saint-Sulpice et de la vallée de la Brévine.* Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 50: 1-76.

Strinati, P. 1955. *La faune de la grotte de Pertuis (Jura neuchâtelois).* Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 78: 5-16.

Weber, H. 1933. *Lehrbuch der Entomologie.* Jena VII + 726 p.